



ПРОБЛЕМЫ ЛЕСНОЙ ФИТОПАТОЛОГИИ И МИКОЛОГИИ

Материалы X Международной конференции

Петрозаводск, 15–19 октября 2018 года





Karelian Research Centre
of the Russian Academy of Sciences
Forest Research Institute KarRC RAS
Institute of Forest Science RAS
RAS Scientific Council on Forest
Russian Foundation for Basic Research



Problems of Forest Phytopathology and Mycology

*Proceedings of the X International Conference
dedicated to the 80th anniversary
of Dr. Vitaly I. Krutov
Petrozavodsk, October 15–19, 2018*

Moscow – Petrozavodsk
2018

Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр Российской академии наук»
Институт леса КарНЦ РАН
Институт лесоведения РАН
Научный совет РАН по лесу
Российский фонд фундаментальных исследований



Проблемы лесной фитопатологии и микологии

*Материалы X международной конференции,
посвященной 80-летию со дня рождения
д.б.н. Виталия Ивановича Крутова
Петрозаводск, 15–19 октября 2018 года*

Москва – Петрозаводск
2018

УДК 630*44(063)
ББК 44.7
П78

Под ред. А. В. Руоколайнен, А. В. Кикеевой

*Издание осуществлено при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований
(грант № 18-04-20089)*

П78 **Проблемы лесной фитопатологии и микологии:** материалы X международной конференции, посвященной 80-летию со дня рождения д.б.н. Виталия Ивановича Крутова, Петрозаводск, 15–19 октября 2018 года / Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук», Институт леса КарНЦ РАН, Институт лесоведения РАН, Научный совет РАН по лесу, Российский фонд фундаментальных исследований; [под ред. А. В. Руоколайнен, А. В. Кикеевой]. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2018. – 262 с.

ISBN 978-5-9274-0819-1

В сборнике представлены результаты исследований по основным направлениям изучения грибов и лишайников в регионах РФ и соседних государств. Освещены вопросы по молекулярной систематике и биосистематике, экологической физиологии и биохимии грибов и лишайников. Рассмотрены разнообразие, экология, структура и функции комплексов грибов и лишайников лесных сообществ.

Отдельно затронуты вопросы выявления редких видов грибов и лишайников и их охраны. Рассмотрено влияние антропогенных воздействий на распространение грибов и лишайников в лесах и нелесных объектах различного происхождения и антропогенного использования. Освещены вопросы эпифитотии и инвазии грибов и пути ограничения их вредоносности. Рассмотрены лесохозяйственные, химические и биологические методы ограничения возникновения и развития массового распространения патогенных грибов. Представлены материалы по пищевым и лекарственным грибным ресурсам.

УДК 630*44(063)
ББК 44.7

ISBN 978-5-9274-0819-1

© ФИЦ «Карельский научный центр РАН», 2018
© Институт леса КарНЦ РАН, 2018
© Коллектив авторов, 2018

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВИТАЛИЙ ИВАНОВИЧ КРУТОВ (1938–2012)	11
Арефьев С. П. КСИЛОТРОФНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ, ПРОЯВЛЯЮЩИЕ ФИТОПАТОГЕННЫЕ СВОЙСТВА В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ.	13
Баранчиков Ю. Н., Звягинцев В. Б., Серая Л. Г., Ярук А. В. ИНФЕКЦИОННЫЙ НЕКРОЗ ВЕТВЕЙ ЯСЕНЯ В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА <i>FRAAXINUS EXCELSIOR</i> L.	15
Берлина Н. Г., Исаева Л. Г. ПЛОДОНОШЕНИЕ ГРИБОВ В ЛАПЛАНДСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ	18
Бисько Н. А., Михайлова О. Б., Ломберг М. Л., Митропольская Н. Ю., Аль-Маали Г. А. СОХРАНЕНИЕ РЕДКИХ ЛЕКАРСТВЕННЫХ ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИХ МАКРОМИЦЕТОВ В КОЛЛЕКЦИИ КУЛЬТУР ШЛЯПОЧНЫХ ГРИБОВ (ИБК)	22
Благовещенская Е. Ю. РАЗВИТИЕ РЖАВЧИННОГО ГРИБА <i>COLEOSPORIUM TUSSILAGINIS</i> НА СОСНЕ И НА ДРУГИХ РАСТЕНИЯХ-ХОЗЯЕВАХ	25
Бондаренко-Борисова И. В., Булгаков Т. С. ЧУЖЕРОДНЫЕ МИКРОМИЦЕТЫ НА ДРЕВЕСНО-КУСТАРНИКОВЫХ РАСТЕНИЯХ В АРБОРЕТУМЕ ДОНЕЦКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА	29
Василяускас А. П. ЛЕСОХОЗЯЙСТВЕННЫЕ ПРАВИЛА И РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ОГРАНИЧЕНИЮ РАСПРОСТРАНЕНИЯ КОРНЕВОЙ ГУБКИ В ЛЕСАХ ЛИТВЫ	32
Винер И. А., Кураков А. В. ТРУТОВЫЕ И КОРТИЦИОИДНЫЕ ГРИБЫ ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОГО ЗАПОВЕДНИКА: РАЗНООБРАЗИЕ, ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ, ЭКОЛОГОТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ В ЛЕСАХ ВТОРИЧНЫХ СУКЦЕССИЯХ И ЕЛЬНИКАХ	34
Волченкова Г. А., Звягинцев В. Б. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ОБРАЗОВАНИЯ И РАЗВИТИЯ ЛОКАЛЬНЫХ ОЧАГОВ КОРНЕВОЙ ГУБКИ В СОСНОВЫХ НАСАЖДЕНИЯХ БЕЛАРУСИ	37
Воронина Е. Ю. ЭКТОМИКОРИЗНЫЕ ГРИБЫ: САПРОТРОФЫ ПОД ПРИКРЫТИЕМ?	40
Гарибова Л. В., Джавахян Б. Р., Ильин Д. Ю., Ильина Г. В., Краснопольская Л. М. МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ КАК ПЕРСПЕКТИВНОГО ИСТОЧНИКА БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ МЕДИЦИНСКОГО НАЗНАЧЕНИЯ	44
Гомжина М. М., Гагкаева Т. Ю., Гасич Е. Л., Казарцев И. А., Ганнибал Ф. Б. МИКОБИОТА ЧЕРНИКИ, ПРОИЗРАСТАЮЩЕЙ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ И В ФИНЛЯНДИИ	47
Гродницкая И. Д., Сенашова В. А., Кондакова О. Э. ГРИБНЫЕ БОЛЕЗНИ ХВОЙНЫХ ПОРОД В ИСКУССТВЕННЫХ НАСАЖДЕНИЯХ СРЕДНЕЙ СИБИРИ	50
Дишук Н. Г., Головченко Л. А. СКЛЕРОДЕРИЕВЫЙ РАК – МАЛОРАСПРОСТРАНЕННОЕ В БЕЛАРУСИ ЗАБОЛЕВАНИЕ ХВОЙНЫХ ПОРОД	53
Дьяков М. Ю., Воронко О. В. ЧИСТЫЕ КУЛЬТУРЫ ЛЕСНЫХ МАКРОМИЦЕТОВ	56
Ежов О. Н., Змитрович И. В., Ершов Р. В. МИКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НА ТЕРРИТОРИИ АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ	58
Жуков Е. А., Щуров В. И., Бондаренко А. С. АКТУАЛЬНЫЕ ЗАДАЧИ ЛЕСНОЙ ФИТОПАТОЛОГИИ НА СЕВЕРО-ЗАПАДНОМ КАВКАЗЕ	62

Заводовский П. Г., Королев А. Н., Лиукконен М. И., Мастаков В. А. ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ГРИБА <i>GANODERMA LIPSIENSE</i> (BATSCH) G. F. ATK. НА ПОРУБОЧНЫХ ОСТАТКАХ И ПНЯХ <i>POPULUS ALBA</i> L. В СОСТАВЕ ЗЕЛЕННЫХ НАСАЖДЕНИЙ МОУ «СРЕДНЯЯ ШКОЛА № 36»	65
Иванова И. О. ИЗУЧЕНИЕ ВЛИЯНИЯ ШТАММОВ <i>BACILLUS SUBTILIS</i> НА РАЗВИТИЕ БОЛЕЗНЕЙ ЛИСТОВОГО АППАРАТА САЖЕНЦЕВ ЛИПЫ В УСЛОВИЯХ ВЛАДИМИРСКОЙ ОБЛАСТИ	66
Игнатенко Р. В., Тарасова В. Н. ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ОНТОГЕНЕТИЧЕСКУЮ СТРУКТУРУ ЛИШАЙНИКА <i>LOBARIA PULMONARIA</i> (L.) HOFFM. В ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ КАРЕЛИИ	67
Инсаров Г. Э., Давыдов Е. А. МОНИТОРИНГ ЛИШАЙНИКОВ В АЛЬПИЙСКОМ ПОЯСЕ ГОР В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА	71
Кикеева А. В. ИЗМЕНЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ПАРАМЕТРОВ ЭКТОМИКОРИЗ <i>PICEA</i> И <i>PINUS</i> В ПОЧВАХ НА ШУНГИТОВЫХ ПОРОДАХ: КОРРЕЛЯЦИЯ С РЗЭ	73
Кириллов Д. В., Паламарчук М. А. СТРУКТУРА И ПРОДУКТИВНОСТЬ МИКОЦЕНОЗОВ КОРЕННЫХ ЛЕСОВ БАСЕЙНА Р. ЩУГОР (НАЦИОНАЛЬНЫЙ ПАРК «ЮГЫД ВА»)	76
Ковалева В. А., Лаптева Е. М., Виноградова Ю. А., Перминова Е. М., Денева С. В., Панюков А. Н., Холопов Ю. В. ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПОЧВЕННЫХ МИКРОМИЦЕТОВ ПОСТАГРОГЕННЫХ ТАЕЖНЫХ И ТУНДРОВЫХ ЭКОСИСТЕМ РЕСПУБЛИКИ КОМИ	80
Коваленко С. А., Охлопкова Н. П. <i>HERICIUM ERINACEUS</i> – ЦЕННЫЙ ИСТОЧНИК БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ	83
Колганихина Г. Б. МИКРОМИЦЕТЫ – ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ПОРОД В ТЕЛЛЕРМАНОВСКОМ ОПЫТНОМ ЛЕСНИЧЕСТВЕ	86
Корнейкова М. В. ПОЧВЕННЫЕ МИКРОМИЦЕТЫ В СОСНОВОМ И БЕРЕЗОВОМ ЛЕСАХ НА ТЕРРИТОРИИ ЗАПОВЕДНИКА «ПАСВИК».	89
Курагина Н. С. БИОТА КСИЛОТРОФНЫХ ГРИБОВ ЯСЕННИКОВ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ (НА ПРИМЕРЕ ВОЛГО-АХТУБИНСКОЙ ПОЙМЫ)	93
Кураков А. В., Евдокимов И. В., Максимович С. В., Костина Н. В. МИКРОБНОЕ СООБЩЕСТВО ПРИ РАЗЛОЖЕНИИ ВАЛЕЖА ЕЛИ И ЕГО АКТИВНОСТЬ В ВЫДЕЛЕНИИ ДВУОКСИ УГЛЕРОДА, АЗОТФИКСАЦИИ И ДЕНИТРИФИКАЦИИ	94
Курбатов А. А., Сониная А. В. РОСТ ЭПИЛИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ, КАК ОСНОВА МЕТОДА ЛИХЕНОМЕТРИЧЕСКОГО ДАТИРОВАНИЯ	97
Левковская М. В., Сарнацкий В. В. О ПОРАЖЕННОСТИ ТРУТОВЫМИ ГРИБАМИ В СОСНЯКАХ ПОСЛЕ РУБОК УХОДА	99
Ларина Г. Е., Бондарева Е. В., Серая Л. Г. БИОСЕНСОРНАЯ ИНФОРМАТИВНОСТЬ МИКРОМИЦЕТОВ РИЗОСФЕРЫ, КАК ПЕРСПЕКТИВНЫЙ ИНСТРУМЕНТ ОЦЕНКИ КАТЕГОРИИ СОСТОЯНИЯ ДЕРЕВЕЕВ В МОЛОДЫХ САДОВО-ПАРКОВЫХ КОМПЛЕКСАХ	101
Литовка Ю. А., Павлов И. Н., Голубев Д. В., Астапенко С. А., Хромогин П. В. ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ СИБИРСКИХ ШТАММОВ <i>BEAUVERIA BASSIANA</i> (BALS.-CRIV.) VUILL ДЛЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО КОНТРОЛЯ ЧИСЛЕННОСТИ СИБИРСКОГО ШЕЛКОПРЯДА И УССУРИЙСКОГО ПОЛИГРАФА	104
Маркарян Г. Г., Согоян Е. Ю., Нанагюлян С. Г. МИКОБИОТА КРЫЖОВНИКА, СМОРОДИНЫ И ЕЖЕВИКИ В НАГОРНОМ КАРАБАХЕ	107

Мешкова В. Л., Кошеляева Я. В. БОЛЕЗНИ СТЕЛОВ БЕРЕЗЫ В ЛЕВООБЕРЕЖНОЙ ЛЕСОСТЕПИ УКРАИНЫ	108
Моисеева Т. Р., Бордок И. В., Маховик И. В., Волкова Н. В., Пасмурцева Н. В. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ И ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СЪЕДОБНЫХ ГРИБОВ В ЛЕСАХ БЕЛАРУСИ	111
Морозова Т. И., Воронин В. И. МНОГОЛЕТНИЙ МОНИТОРИНГ СОСТОЯНИЯ ЛЕСОВ БАЙКАЛЬСКОГО РЕГИОНА И ВЫЯВЛЕНИЕ ПРИЧИН МАССОВЫХ ПОВРЕЖДЕНИЙ ЛЕСА	115
Мосолова С. Н., Габрид Н. В., Водолазский А. Н. <i>LOPHODERMIIUM PICEAE</i> (FUCKEL) HÖHN. – НОВОЕ ЗАБОЛЕВАНИЕ ЕЛИ ШРЕНКА ДЛЯ КЫРГЫЗСТАНА	117
Музыка С. М. НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ О РАСПРОСТРАНЕНИИ РЕДКОГО ВИДА МАКРОМИЦЕТА <i>SPARASSIS CRISPA</i> (ИРКУТСКАЯ ОБЛАСТЬ)	119
Музыка С. М. СПОСОБЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ МЕСТОРОЖДЕНИЙ СЪЕДОБНЫХ ГРИБОВ	122
Мучник Е. Э. ЛИХЕНОБИОТА СЕРЕБРЯНОБОРСКОГО ОПЫТНОГО ЛЕСНИЧЕСТВА (МОСКОВСКИЙ РЕГИОН)	125
Нанагюлян С. Г., Шахазизян И. В., Элоян И. М., Погосян А. В., Тангамян Н. З. ФИТОПАТОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ НЕКОТОРЫХ ОВОЩНЫХ КУЛЬТУР В РЕСПУБЛИКЕ АРМЕНИЯ	128
Осипян Л. Л., Согоян Е. Ю. ОСНОВНЫЕ ГРИБНЫЕ БОЛЕЗНИ ДИКОРАСТУЩИХ ПЛОДОВО-ЯГОДНЫХ РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА ROSACEAE В ЛЕСАХ РЕСПУБЛИКИ АРМЕНИЯ	131
Павлов И. Н., Литовка Ю. А., Литвинова Е. А., Вуйтович С. М. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ФИТОПАТОГЕННЫЕ СВОЙСТВА СИБИРСКИХ ШТАММОВ <i>ARMILLARIA BOREALIS</i> MARX. & KORNHONEN	134
Паламарчук М. А. РАЗНООБРАЗИЕ ВИДОВ РОДА <i>SUILLUS</i> GRAY НА ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ УРАЛА	137
Пасмурцева В. В., Бордок И. В. ГАСТЕРОМИЦЕТ <i>PHALLUS IMPUDICUS</i> – ПЕРСПЕКТИВНЫЙ ПРОДУЦЕНТ ВЕЩЕСТВ МЕДИКО-БИОЛОГИЧЕСКОГО НАЗНАЧЕНИЯ	140
Пауков А. Г., Тептина А. Ю., Ширяева А. С. ВТОРИЧНАЯ ХИМИЯ ЭПИЛИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ НА ГОРНЫХ ПОРОДАХ РАЗЛИЧНОГО СОСТАВА	142
Пашенова Н. В., Перцовая А. А., Баранчиков Ю. Н. ФИТОПАТОГЕННЫЕ ВИДЫ ОФИОСТОМОВЫХ ГРИБОВ НА ХВОЙНЫХ ПОРОДАХ В СИБИРИ	144
Предтеченская О. О. АГАРИКОИДНЫЕ ГРИБЫ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ТЕРРИТОРИЙ КАРЕЛИИ	148
Присянникова И. Б., Булгаков Т. С. ВИДОВОЙ СОСТАВ ФИТОПАТОГЕННЫХ МИКРОМИЦЕТОВ ДЕНДРОФЛОРЫ РЕГИОНАЛЬНОГО ЛАНДШАФТНОГО ПАРКА «НАУЧНЫЙ» (РЕСПУБЛИКА КРЫМ, БАХЧИСАРАЙСКИЙ Р-Н)	150
Присянникова И. Б., Кравчук Е. А., Репецкая А. И., Кадочникова В. И. ПАРАЗИТИЧЕСКАЯ ФИТОТРОФНАЯ МИКОБИОТА ПАМЯТНИКА ПРИРОДЫ «УРОЧИЩЕ КАРАСУ-БАШИ» (РЕСПУБЛИКА КРЫМ)	153
Пчелкин А. В. ДОМИНАНТНАЯ СТРУКТУРА ЭПИФИТНОЙ ЛИХЕНОБИОТЫ КЕДРА СИБИРСКОГО И ЛИСТВЕННИЦЫ ДАУРСКОЙ В СОХОНДИНСКОМ БИОСФЕРНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ	157

Рахимова Е. В., Ермакова Б. Д., Кызметова Л. А., Асылбек А. М. К МИКОБИОТЕ ЖИМОЛОСТИ В КАЗАХСТАНЕ (МИКРОМИЦЕТЫ)	158
Савельев Л. А., Кикеева А. В. МАКРОМИЦЕТЫ РУДЕРАЛЬНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ г. ПЕТРОЗАВОДСКА	161
Савельев Л. А., Кикеева А. В. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ЭКТОМИКОРИЗ ЕЛИ НА ГНИЮЩЕЙ ДРЕВЕСИНЕ В ПРИГОРОДНЫХ ЛЕСАХ г. ПЕТРОЗАВОДСКА	163
Сафонов М. А. К ВОПРОСУ О СТАТУСЕ МАЛОЧИСЛЕННЫХ ВИДОВ ГРИБОВ В МИКОБИОТЕ	165
Сенашова В. А., Анискина А. А., Полякова Г. Г. ФИТОПАТОГЕННЫЕ МИКРОМИЦЕТЫ В СИСТЕМЕ «РАСТЕНИЕ – ПАТОГЕН»	168
Серебрякова О. С., Ветчинникова Л. В., Андросова В. И. СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СУММАРНЫХ ЛИПИДОВ В ТАЛЛОМАХ ЛИШАЙНИКА <i>HYPOGYMNIA PHYSODES</i> (L.) NYL	170
Середич М. О., Ярмолевич В. А. РАСПРОСТРАНЕННОСТЬ ФОМОЗА ПОСАДОЧНОГО МАТЕРИАЛА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ И ЕЛИ ЕВРОПЕЙСКОЙ В ЛЕСНЫХ ПИТОМНИКАХ БЕЛАРУСИ	173
Сидорова И. И. ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ АГАРИКОМИЦЕТОВ С МИКРОБИОТОЙ ПОЧВ И ПОДСТИЛКИ: РОЛЬ БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВТОРИЧНЫХ МЕТАБОЛИТОВ	175
Сизоненко Т. А., Дубровский Ю. А. МОРФО-АНАТОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЭКТОМИКОРИЗ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ НА СЕВЕРНОМ И ПРИПОЛЯРНОМ УРАЛЕ	178
Сонина А. В. ЭКОТОПИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЭПИЛИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ В СКАЛЬНЫХ ТИПАХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ НА ТЕРРИТОРИИ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ	181
Сонина А. В., Цунская А. А. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ В АДАПТИВНОЙ СТРАТЕГИИ ЛИШАЙНИКОВ РОДА <i>UMBILICARIA</i> В СКАЛЬНЫХ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ НА ТЕРРИТОРИИ КАРЕЛИИ	184
Стороженко В. Г. ЦЕНОТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЛЕСНОГО СООБЩЕСТВА	187
Сурина Т. А., Копина М. Б. ОЦЕНКА БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭФФЕКТИВНОСТИ ФУНГИЦИДОВ ПО ОТНОШЕНИЮ К ФИТОФТОРОЗАМ ДРЕВЕСНЫХ И КУСТАРНИКОВЫХ РАСТЕНИЙ	191
Суроева Л. Е., Андросова В. И. ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПАРАМЕТРЫ ТАЛЛОМОВ ЛИШАЙНИКА <i>HYPOGYMNIA PHYSODES</i> (L.) NYL. РАЗНЫХ ВОЗРАСТНЫХ СОСТОЯНИЙ	194
Сушко С. Н., Кадукова Е. М., Гончаров С. В., Трухоновец В. В., Дубовик Л. Н. КУЛЬТИВИРОВАНИЕ И ОЦЕНКА БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭФФЕКТИВНОСТИ СЪЕДОБНОГО ГРИБА АУРИКУЛЯРИИ ГУСТОВОЛОСИСТОЙ (<i>AURICULARIA POLYTRICHA</i> (MONT.) SACC. В ЭКСПЕРИМЕНТЕ	196
Сушко С. Н., Веялкина Н. Н., Козлов А. Е., Трухоновец В. В., Цалкова Ю. А., Фабушева К. М. ЛЕКАРСТВЕННЫЕ БАЗИДИАЛЬНЫЕ ГРИБЫ С ГЕПАТОПРОТЕКТОРНЫМИ СВОЙСТВАМИ	199
Тарасова В. Н. ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЛИШАЙНИКОВ В СРЕДНЕТАЕЖНЫХ ЕЛЬНИКАХ ЗЕЛЕНОМОШНЫХ С РАЗНОЙ ДАВНОСТЬЮ НАРУШЕНИЯ (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ)	201
Телегина О. С., Вибе Е. П. РАСПРОСТРАНЕННОСТЬ КОРНЕВЫХ ГНИЛЕЙ ЗАПАДНО-АЛТАЙСКОЙ ЛЕСОРАСТИТЕЛЬНОЙ ПРОВИНЦИИ	204

Хабибуллина Ф. М., Кузнецова Е. Г., Панюков А. Н. ОСОБЕННОСТИ ПОЧВЕННОЙ МИКОБИОТЫ В ПРОЦЕССЕ САМОВОССТАНОВИТЕЛЬНОЙ СУКЦЕССИИ В ТАЕЖНОЙ ЗОНЕ НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РОССИИ	207
Хачева С. И. РЕДКИЕ ВИДЫ ГРИБОВ АБХАЗИИ	208
Химич Ю. Р. МОНИТОРИНГ ОХРАНЯЕМЫХ ВИДОВ ГРИБОВ В МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ	211
Чеботарев П. А., Чеботарева В. В. ЛИНЕЙНЫЕ И ОБЪЕМНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ГНИЛЕЙ СПЕЛЫХ И ПЕРЕСТОЙНЫХ ДУБРОВ ТЕЛЛЕРМАНОВСКОГО ЛЕСА	212
Чернявин П. В., Лебедев А. В., Чистяков С. А., Гемонов А. В. ВСТРЕЧАЕМОСТЬ ЛОБАРИИ ЛЕГОЧНОЙ (<i>LOBARIA PULMONARIA</i>) В ЗАПОВЕДНИКЕ «КОЛОГРИВСКИЙ ЛЕС»	215
Чирва О. В., Андросова В. И. ОСОБЕННОСТИ ВОДНОГО РЕЖИМА ТАЛЛОМОВ ЛИШАЙНИКА ЛОБАРИЯ ЛЕГОЧНАЯ (<i>LOBARIA PULMONARIA</i> (L.) NOFFM.)	217
Чураков Б. П., Чураков Р. А. ВЛИЯНИЕ СЕРДЦЕВИННЫХ ГНИЛЕЙ НА ДРЕВЕСНУЮ ПРОДУКЦИЮ ДУБОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ	219
Ширяев А. Г. ИЗМЕНЕНИЕ ВИДОВОГО БОГАТСТВА КЛАВАРИОДНЫХ ГРИБОВ В ЛЕСОТУНДРОВОЙ ЗОНЕ ЕВРАЗИИ	223
Шишигин А. С., Переведенцева Л. Г., Боталов В. С. МОНИТОРИНГ АГАРИКОИДНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ В ЕЛЬНИКЕ КИСЛИЧНОМ (ПЕРМСКИЙ КРАЙ, ПОДЗОНА ЮЖНОЙ ТАЙГИ)	225
Шишкина Анастасия А., Шишкина Анна А. СОВМЕСТНОЕ ПОРАЖЕНИЕ МИКРОМИЦЕТАМИ <i>SPHAEROPSIS SAPINEA</i> (FR.) DYKO & B. SUTTON И <i>PHOMOPSIS VELATA</i> (SACC.) TRAVERSO ПОБЕГОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (<i>PINUS SYLVESTRIS</i> L.) В МОЛОДЫХ КУЛЬТУРАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ	228
Шишконокова Е. А., Толпышева Т. Ю. РАЗВИТИЕ ЛИШАЙНИКОВ НА РЕКУЛЬТИВИРОВАННЫХ НЕФТЕШЛАМОВЫХ АМБАРАХ (ХМАО-ЮГРА)	231
Шорохова Е. В., Капица Е. А., Руоколайнен А. В., Ромашкин И. В. ПУТИ И СКОРОСТЬ БИОГЕННОГО КСИЛОЛИЗА ВАЛЕЖА ЛИСТВЕННИЦЫ В НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ «ВОДЛОЗЕРСКИЙ»	235
Шубин В. И. ВЛИЯНИЕ ПОДПОЛОГОВОЙ КУЛЬТУРЫ ЕЛИ НА ПЛОДОНОШЕНИЕ СЪЕДОБНЫХ ГРИБОВ	238
Юпина Г. А., Потапов К. О. ГРИБНАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ТРОПА – ПОКАЗАТЕЛЬ БИОРАЗНООБРАЗИЯ В ГОРОДСКИХ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ	241
Ярук А. В., Звягинцев В. Б., Середич М. О., Смурага В. С., Волченкова Г. А., Савицкий А. В. ИНФЕКЦИОННЫЙ НЕКРОЗ ВЕТВЕЙ ЯСЕНЯ В ЛЕСНЫХ ПИТОМНИКАХ БЕЛАРУСИ	243
Охлопкова Н. П., Коваленко С. А., Лубянова В. М., Назарова О. М. РЕСУРСНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ <i>PLEUROTUS PULMONARIUS</i> (FR.) QUÉL. В КОЛЛЕКЦИИ ШТАММОВ ГРИБОВ ИНСТИТУТА ЛЕСА НАН БЕЛАРУСИ	245
Полякова Н. Н., Серая Л. Г., Ларина Г. Е. ПОРАЖЕНИЕ ЛИСТВЫ САЖЕНЦЕВ ЛИПЫ МЕЛКОЛИСТНОЙ НА ФОНЕ ПРИМЕНЕНИЯ СРЕДСТВ ХИМИЧЕСКОЙ ЗАЩИТЫ	248
Goychuk A. F., Drozda V. F., Shvets M. V. BACTERIAL DROPSY OF <i>BETULA PENDULA</i> ROTH. IN UKRAINE.	251

Hasan Akgül, Elşad Hüseyin, Faruk Selçuk, Ali İmran Korkmaz. MICROFUNGI ON <i>CARPINUS BETULUS</i> L. IN FOREST ECOSYSTEMS OF BURSA PROVINCE OF TUKEY.....	254
Faruk Selçuk, Elşad Hüseyin, Hasan Akgül, Ali İmran Korkmaz. MICROFUNGI ON ORIENTAL BEECH IN FOREST ECOSYSTEMS OF BURSA PROVINCE, TURKEY.	254
Faruk Selçuk, Elşad Hüseyin, Hasan Akgül, Ali İmran Korkmaz. MICROFUNGI ASSOCIATED WITH QUERCUS FRINETTO TEN IN FOREST ECOSYSTEMS OF BURSA PROVINCE, TURKEY.....	255
Faruk Selçuk, Elşad Hüseyin, Merve Ulukapi, Hasan Akgül. MICROMYCETOUS FUNGI ASSOCIATED WITH AMYGDALUS COMMUNIS L. IN DIFFERENT ECOSYSTEMS OF TURKEY.....	255
Elşad Hüseyin, Faruk Selçuk, Hasan Akgül, Kadriye Ekici. CONTRIBUTION TO THE MICROFUNGI OF TURKEY FROM THE BOZTEPE DISTRICT KIRŞEHİR PROVINCE.	258
YKA3ATEJIB ABTOPOB	261

ВИТАЛИЙ ИВАНОВИЧ КРУТОВ (1938–2012)

В. И. Крутов родился 16 мая 1938 года в г. Козельске Калужской области. В 1955 г., окончив с серебряной медалью среднюю школу в п. Понизовье Смоленской обл., он поступил на лесохозяйственный факультет Ленинградской лесотехнической академии. Увлечшись в период учебы наукой о болезнях лесных пород, он в 1960 году под руководством заведующего кафедрой лесной фитопатологии и древесиноведения ЛТА проф. А. Т. Вакина защитил дипломный проект на тему «Фитопатологическое состояние темновойных насаждений Архызского отдела Тебердинского заповедника». После окончания Лесотехнической академии В. И. Крутов с группой однокурсников был направлен в недавно созданный Институт леса Карельского филиала АН СССР, где начал работать в должности лаборанта сектора лесопатологии. В 1964 г. он приступил к самостоятельным исследованиям под руководством известного фитопатолога профессора ЛТА И. И. Журавлева и уже через год был назначен руководителем группы лесопатологии, которую возглавлял в течение пяти лет. В 1978 г. В. И. Крутов избран заведующим лабораторией лесозащиты Института леса Карельского филиала АН СССР, с 1985 г. работал в должности старшего научного сотрудника вновь организованной лаборатории лесовосстановления и защиты, которую возглавил в 1988 г. На протяжении двух десятилетий руководимый Виталием Ивановичем творческий коллектив лесопатологов участвовал в комплексных исследованиях хвойных молодняков Карелии и Мурманской области, включающих также оценку влияния арборицидов, широко применявшихся для регулирования породного состава молодых древостоев. В круг научных интересов В. И. Крутова входили исследование видового состава и вредоносной роли фитопатогенных грибов возбудителей болезней хвойных пород в лесных питомниках и культурах, изучение влияния широтной зональности, лесорастительных условий и погодных факторов на динамику проявления наиболее распространенных болезней леса, а также фитосанитарная и лесоводственно-экономическая оценка комплекса лесохозяйственных мероприятий. Впервые для искусственно созданных фитоценозов Карело-Кольского региона им составлена систематическая сводка микро- и макромицетов, находящихся в консортивных отношениях с хвойными породами, и дана оценка характера этих отношений на ранних этапах онтогенеза. Охарактеризованы географическое распространение и круг растений-хозяев патогенных грибов, уточнены некоторые биоэкологические особенности наиболее опасных из них. Вскрыт ряд зонально-типологических закономерностей распространения и развития основных патогенов, установлена приуроченность их к определенным экологическим нишам. Обнаружены и описаны две ранее не известные на территории бывшего СССР и Европейского Севера России болезни сосновых молодняков – язвенный рак и побеговый рак (склеродерриоз), вызываемые сумчатыми грибами *Lachnellula pini* (Brunch.) Dennis и *Gremmeniella abietina* (Lagerb.) Morelet, а также разработана диагностика побегового рака. Скорректированы некоторые прежние представления о влиянии отдельных биотических факторов на развитие и вредоносность наиболее распространенных и опасных болезней – снежного шютте и соснового вертуна. Составлены математические модели распространенности и развития соснового вертуна, разработана методика долгосрочного и краткосрочного прогнозов этой болезни, успешно прошедшая проверку в ряде регионов России. По материалам этих исследований защищены кандидатская (1987 г.) и докторская (1995 г.) диссертации, опубликованы монографии: «Грибы Карелии и Мурманской области» (Шубин, Крутов, 1979), «Грибные болезни хвойных пород в искусственных ценозах таежной зоны Европейского Севера СССР» (Крутов, 1989) и др., а также серия брошюр и статей в журналах и тематических сборниках. Новые данные по биологии и экологии патогенов включены в учебные пособия по лесной фитопатологии для лесных вузов и справочник «Защита леса от вредителей и болезней» (1988). По результатам этих исследований изданы «Рекомендации по защите семян хвойных пород от грибных болезней и насекомых в лесных питомниках Карельской АССР» (1972) и «Система защитных мероприятий в лесных питомниках и культурах



Мурманской области и Карельской АССР» (1988), которые внедрены в практику лесовыращивания и показали значительный экономический эффект. Высокую оценку специалистов получили методические указания «Учет и долгосрочный прогноз соснового вертуна» (1987), «Побеговый рак (склеродерриоз) сосны: диагностика, профилактика и меры борьбы» (1989) и ряд других. Предложенные В. И. Крутовым лесозащитные мероприятия включены в нормативные документы ряда регионов Европейского Севера страны. Он активно участвовал в проведении семинаров и школ передового опыта специалистов лесного хозяйства и карантинных служб Карельской АССР и Российской Федерации. В 1989 г. Президиумом АН СССР ему присвоено ученое звание старшего научного сотрудника по специальности «Защита растений от вредителей и болезней». С 1994 г. и до своих последних дней В. И. Крутов возглавлял Института леса Карельского научного центра РАН. На протяжении этого времени институт является одним из ведущих комплексных научно-исследовательских учреждений на Северо-Западе России, осуществляющих исследования в области биологии и экологии лесных экосистем. Дальнейшее развитие получили лесобиологические, ландшафтно-экологическое, природоохранное и почвоведческое направления; на протяжении почти полувека проводятся исследования микосимбиотрофии древесных растений и изучение происхождения карельской березы. Результаты исследований В. И. Крутова стали значительным вкладом в развитие экологии, лесной фитопатологии, микологии и лесозащиты на Севере и Северо-Западе России, вошли в учебники и справочные пособия по лесозащите, неоднократно демонстрировались на ВДНХ, отмечены серебряной и бронзовой медалями. Большое внимание он уделял подготовке будущих лесоводов и биологов. Он – автор и соавтор более 260 научных работ, в том числе 15 монографий и книг, 2 учебных пособий, 15 брошюр, редактор 34 монографий и сборников научных статей и трудов научных конференций. Большое внимание В. И. Крутов уделял подготовке будущих лесоводов и биологов. На протяжении многих лет Институт леса сотрудничает с Малой лесной академией при Республиканском детском экологобиологическом центре Минобразования РК по воспитанию юных друзей природы. Виталий Иванович – один из инициаторов переиздания учебного пособия для школьников «Книга юного лесовода» (2006). В течение нескольких лет он являлся членом и председателем ГАК лесоинженерного факультета ПетрГУ по специальности «лесное хозяйство», научным руководителем организованного в 1998 г. при Институте леса филиала кафедры лесного хозяйства университета, преподавал спецкурс «Основы микологии» студентам эколого-биологического факультета. За годы его работы на посту директора в институте заметно активизировалась подготовка научных кадров высшей квалификации. В 1984 г. он был утвержден членом секции защиты леса Научного совета АН СССР по проблемам леса, в 1997 г. введен в состав бюро Научного совета РАН по лесу, с 1999 г. член редколлегии журнала «Лесоведение», с 1994 г. член Президиума Карельского научного центра РАН, член секции по болезням леса Международного союза лесных исследовательских организаций (IUFRO), член Европейского института леса (Финляндия). Исследования В. И. Крутова внесли значительный вклад в развитие экологии, лесной фитопатологии, микологии и лесозащиты на Севере и Северо-Западе России; их результаты вошли в учебники и справочные пособия по лесозащите, неоднократно демонстрировались на ВДНХ и были отмечены серебряной и бронзовой медалями выставки. За плодотворную научную, научно-организационную и общественную работу, вклад в практику лесного хозяйства В. И. Крутов награжден медалью «За трудовую доблесть», многочисленными почетными грамотами. В 1988 г. ему присвоено почетное звание «Заслуженный лесовод Карельской АССР», а в 1996 г. – «Заслуженный лесовод Российской Федерации», в 2001 г. он удостоен звания «Лауреат 2001 года Республики Карелия». Виталий Иванович Крутов был бесспорным лидером Института леса не только по должности, но и по уважению со стороны сотрудников. Он отличался огромной эрудицией, умением слушать и понимать собеседников, уважительным отношением к людям, скромностью. Всем, знавшим Виталия Ивановича, будет так не хватать общения с ним, его советов.

А. М. Крышень, О. О. Предтеченская

КСИЛОТРОФНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ, ПРОЯВЛЯЮЩИЕ ФИТОПАТОГЕННЫЕ СВОЙСТВА В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Арефьев С. П.

ТюмНЦ СО РАН, Тюменский государственный университет, *sp_arefyev@mail.ru*

Ксилотрофные базидиомицеты – ведущая группа экологических редуцентов в лесных экосистемах, основной пул биомассы которых представлен древесиной. Ядром этой группы являются афиллофороидные грибы, в частности, трутовики, прошедшие наиболее длительный путь коэволюции с древесными растениями и формируемой ими лесной средой (Каратыгин, 1993; Стороженко, 2014; Змитрович, 2017). С участием разных видов ксилотрофных базидиомицетов перекрывается широкий диапазон стадий разложения лигноцеллюлоз от утилизации преимущественно остатков содержимого клеток ксилемы рядом пионерных видов до почти полной гумификации древесины и коры их поздними сукцессорами (Рипачек, 1967; Рабинович и др., 2001).

Считается, что большинство видов ксилотрофных грибов – сапротрофы. Однако, поскольку усыхающие на корню или поваленные (срубленные) деревья еще некоторое время остаются живыми, грибы осуществляющие первые стадии разложения древесины, заселяют их по мере ослабления защитных биологических барьеров древесного организма, что отчасти придает таким грибам качество биотрофов (Арефьев, 2010). В силу этого некоторые такие грибы способны выступать в качестве факультативных паразитов, иногда вызывающих инфекцию, приводящую к скоротечной гибели поврежденных или находящихся в неблагоприятных условиях деревьев.

Ряд видов ксилотрофов вступает в процесс деструкции древесины еще задолго до гибели дерева, вызывая хронические центральные гнили ствола и корней растущих деревьев. Такие грибы обычно являются специализированными паразитами, однако лишь некоторые из них можно условно назвать облигатными паразитами в строгом понимании: таковых среди ксилотрофных грибов практически нет. После гибели пораженного дерева они в той или иной мере способны продолжить развиваться на колонизированном мертвом субстрате, выступая в качестве факультативных сапротрофов.

Если факультативные паразиты обычно связаны с первыми стадиями разложения древесины и характеризуются высокой скоростью ее разложения, то наиболее типичные факультативные сапротрофы, развивающиеся на растущих деревьях десятками лет, в сапротрофной фазе связаны с поздними стадиями разложения древесины, на которых характерна низкая остаточная скорость ксилолиза. Эти грибы проникают в древесину растущего дерева из лесной подстилки, с корки нижней части ствола, где могут расти в качестве эпифитов, или через усохшие «табачные» сучки. Заражение обычно происходит через небольшие не летальные повреждения коры, через сросшиеся корни, однако существенным его условием является умеренное ослабление дерева, замедление его биологических процессов, наблюдающееся при старении или угнетении дерева конкурентами (Арефьев, 1991, 1993).

Существенны региональные особенности состава и активности фитопатогенных ксилотрофных грибов (Научные основы..., 1992; Арефьев, 2010). Ниже приводится их обзор по древесным породам, распространенным на территории Тюменской области.

Лиственница – *Larix sibirica*. Основной возбудитель стволовых гнилей – *Porodaedalea niemelaei* M. Fisch., в качестве его сукцессора отмечен *Trametopsis cervina* (Schwein.) Tomšovský; на поврежденных низовыми пожарами старых стволах изредка встречается включенный в Красную книгу Тюменской области (2004) *Fomitopsis officinalis* (Vill.) Bondartsev & Singer, в наиболее производительных биотопах – *Laetiporus montanus* Černý ex Tomšovský & Jankovský; в центральных корневых и напennых гнилях на юге региона распространен *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.

Сосна обыкновенная – *Pinus silvestris*. В стволовых гнилях повсеместно, но не часто *Porodaedalea pini* (Brot.) Murrill; в центральных корневых и напennых гнилях в производительных биотопах южной части региона – *Heterobasidion annosum*, у населенных пунктов и дорог – *Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat. Обычный сукцессор этих возбудителей, проникающий с усохших ветвей, с их опада или с коры – *Coniophora arida* (Fr.) P. Karst., способный вызывать центральную гниль поврежденных деревьев самостоятельно.

Сосна сибирская (кедр) – *Pinus sibirica*. В стволовых гнилях повсеместно, но не часто *Porodaedalea pini*, *Phellinus chrysoloma* (Fr.) Donk; в центральных корневых и напеленных гнилях в производительных биотопах южной части региона – *Heterobasidion annosum*, у населенных пунктов и дорог – *Phaeolus schweinitzii*. На поврежденных низовыми пожарами стволах в качестве сукцессора или самостоятельного возбудителя комлевых гнилей часто *Postia sericeomollis* (Romell) Jülich, *Serpula himantoides* (Fr.) P. Karst., реже *Coniophora puteana* (Schumach.) P. Karst., *C. olivacea* (Fr.) P. Karst., *C. arida*, *Parmastomyces mollissimus* (Maire) Pouzar.

Ель сибирская – *Picea sibirica*. В стволовых гнилях повсеместно распространен *Phellinus chrysoloma*; в южной части региона в центральных корневых и напеленных гнилях – *Heterobasidion annosum*, в наиболее производительных биотопах изредка *Onnia circinata* (Fr.) P. Karst. На поврежденных низовыми пожарами стволах в качестве сукцессора или самостоятельного возбудителя комлевых гнилей часто *Serpula himantoides*, *Coniophora puteana*, *C. olivacea*.

Пихта сибирская – *Abies sibirica*. В стволовых гнилях повсеместно обычен *Phellinus hartigii* (Allesch. & Schnabl) Pat., в центральных корневых и напеленных гнилях – *Heterobasidion annosum*.

Береза – *Betula* spp. В стволовых гнилях обычны *Inonotus obliquus* (Fr.) Pilát (часто с сукцессором *Gelatoporia dichroa* (Fr.) Ginns), *Phellinus igniarius* (L.) Quél., на юге на поврежденных пожарами стволах – *Climacodon septentrionalis* (Fr.) P. Karst., изредка *Sarcodontia spumea* (Sowerby) Spirin, *Oxyporus populinus* (Schumach.) Donk, *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill, *Inocutis rheades* (Pers.) Fiasson & Niemelä.

Ольха серая – *Alnus incana*. В стволовых гнилях нечасто *Phellinus igniarius*, изредка *Inonotus obliquus*.

Ольховник – *Duschekia fruticosa*. В стволовых гнилях нечасто *Phellinus igniarius*.

Лещина – *Corylus avellana* (интродуцент). В центральных гнилях на усыхающих стволиках – *Fomitiporia punctata* (P. Karst.) Murrill, *Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst.

Дуб черешчатый – *Quercus robur* (интродуцент). В центральных стволовых гнилях часто *Stereum hirsutum* (Willd.) Pers., *Bjerkandera adusta*, реже *Fomitiporia punctata*, *Phlebia tremellosa* (Schröd.) Nakasone & Burds., *Steccherinum ochraceum* (Pers.) Gray, *Trametes versicolor* (L.) Lloyd, *Coniophora puteana* (возбудители проникают через усыхающие сучки).

Осина – *Populus tremula*. В стволовых гнилях обычен *Phellinus tremulae* (Bondartsev) Bondartsev & P.N. Borisov, реже *Inocutis rheades*.

Тополь черный – *Populus nigra*, тополь бальзамический – *P. balsamifera* (интродуцент). Из-за высокой насыщенности древесины ствола водой типичные центральные гнили не образуются, при обширных повреждениях по стволам широко распространяются *Fomes fomentarius* (L.) Fr., *Trametes trogii* Berk., глубоко проникающие в древесину и в течение нескольких лет вызывающие гибель деревьев.

Ива – *Salix* spp. На крупных стволах обычен *Phellinus igniarius*, реже *Trametes suaveolens* (L.) Fr., иногда *Sarcodontia spumea*, *Ceriporus squamosus* (Huds.) Quél., *Laetiporus sulphureus* (чаще на иве белой). Усыхающие ветви обычно поражаются *Daedaleopsis confragosa* (Bolton) J. Schröt. и *Fomitiporia punctata*.

Липа – *Tilia cordata*. Отличается невысоким разнообразием ксилотрофных грибов. В городских посадках часто наблюдается генерализованное поражение поврежденных и усыхающих деревьев *Schizophyllum commune* Fr., иногда *Bjerkandera adusta*, быстро приводящее к гибели деревьев.

Вяз гладкий – *Ulmus laevis* (интродуцент). В центральных гнилях отмечены *Oxyporus corticola*, *Byssomerulius corium* (Pers.) Parmasto, последний проникает в ствол с усохших ветвей.

Яблоня ягодная – *Malus baccata* (натурализующийся интродуцент). В стволовых гнилях изредка встречаются *Ceriporus squamosus*, *Phellinus igniarius*, *Inonotus obliquus*. Наблюдается генерализованное поражение поврежденных и усыхающих стволов *Trametes versicolor*, реже *Bjerkandera adusta*, быстро приводящее к гибели деревьев.

Черемуха Маака – *Padus maackii* (интродуцент). В стволовой гнили отмечены *Stereum hirsutum*, *Trametes versicolor*.

Черемуха обыкновенная – *Padus avium*. В стволовой гнили отмечены *Phellinopsis conchata* (Pers.) Y.C. Dai (Мухин, 1993), *Bjerkandera adusta*.

Боярышник кроваво-красный – *Crataegus sanguinea*. На старых живых стволах отмечен *Fomitiporia punctata*.

Кизильник блестящий – *Cotoneaster lucidus* (интродуцент). На старых живых стволах отмечены *Fomitiporia punctata*, *Oxyporus corticola*, *Stereum hirsutum*.

Карагана древовидная – *Caragana arborescens* (интродуцент). В центральных гнилях старых стволов отмечены *Steccherinum ochraceum*, *Oxyporus corticola* (Fr.) Ryvarden, *Fomitiporia punctata*, *Coniophora puteana*.

Клен ясенелистный – *Acer negundo* (натурализирующийся интродуцент). В стволовой гнили отмечены *Oxyporus populinus*, *O. corticola*, *Phellinus igniarius*, в дуплах – *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat., *Trametes gibbosa* (Pers.) Fr., *Bjerkandera adusta*, *Trametes trogii*.

Ясень пенсильванский – *Fraxinus pennsylvanica* (интродуцент). В стволовой гнили обычны *Stereum hirsutum*, *Steccherinum ochraceum*, *Fomitiporia punctata*.

Сирень обыкновенная – *Syringa vulgaris* (интродуцент). В стволовой гнили обычны *Stereum hirsutum*, *Steccherinum ochraceum*, *Fomitiporia punctata*, реже *Phlebia tremellosa*, *Bjerkandera adusta*, *Trametes versicolor*. На живых стволиках сирени венгерской – *S. josikaea* – ксилотрофные патогены не отмечены.

Бархат амурский – *Phellodendron amurense* (интродуцент). Отмечено генерализованное поражение поврежденных и усыхающих деревьев *Schizophyllum commune*.

Бузина сибирская – *Sambucus sibirica*. В стволовой гнили, в дуплах отмечен *Steccherinum ochraceum*.

Литература

Арефьев С. П. Ксилотрофные грибы – возбудители гнилевых болезней кедра сибирского в среднетаежном Прииртышье // Микология и фитопатология. 1991. Т. 20, вып. 5. С. 419–425.

Арефьев С. П. Консортивные связи ксилотрофных грибов с сосной сибирской // Экология. 1993. № 2. С. 85–88.

Арефьев С. П. Системный анализ биоты дереворазрушающих грибов Новосибирск: Наука, 2010. 260 с.

Змитрович И. В. Филогенез и адаптациогенез полипоровых грибов (семейство Polyporaceae s. str.): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб, 2017. 61 с.

Каратыгин И. В. Козволюция грибов и растений // Тр. Бот. ин-та РАН. Вып. 9. СПб.: Гидрометеозидат, 1993. 119 с.

Красная книга Тюменской области. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 2004. 496 с.

Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: Наука, 1993. 232 с.

Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам / В. Г. Стороженко, М. А. Бондарцева, В. А. Соловьев, В. И. Крутов. М.: Наука, 1992. 221 с.

Рабинович М. Л., Болобова А. В., Кондращенко В. И. Теоретические основы биотехнологии древесных композитов. Кн. 1. Древесина и разрушающие ее грибы. М.: Наука, 2001. 264 с.

Рипачек Р. Биология дереворазрушающих грибов. М.: Лесн. пром-ть, 1967. 276 с.

Стороженко В. Г. Эволюционные принципы поведения дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах. Тула: Гриф и К, 2014. 184 с.

ИНФЕКЦИОННЫЙ НЕКРОЗ ВЕТВЕЙ ЯСЕНЯ В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА *FRAXINUS EXCELSIOR* L.

Баранчиков Ю. Н.¹, Звягинцев В. Б.², Серая Л. Г.³, Ярук А. В.²

¹ Институт леса им. В. Н. Сукачева ФИЦ КНЦ СО РАН, Красноярск, baranchikov_yuri@yahoo.com

² Белорусский государственный технологический университет, zviagintsev@belstu.by

³ ВНИИ фитопатологии, lgseraya@gmail.com

Инвазивный аскомицет *Hymenoscyphus fraxineus* (Т. Kowalski) Baral, Queloz, and Hosoya вызывает инфекционный, «халаровый» некроз ветвей, поражая все виды ясеня, произрастающие в Европе. Ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior* L.) оказался наименее устойчивым к инвадидеру. За последние два десятилетия заболевание охватило большую часть ареала ясеня обыкновенного, приняв характер панфитотии, и привело к деградации ясенников в центральных и западных регионах Европы (СНААФР). Симптомами поражения деревьев являются некрозы листовых пластинок, стеблей и молодых побегов, образование язв на стволе, что приводит к снижению устойчивости к неблагоприятным биотическим и абиотическим факторам среды. Развитие вторичных патогенов и вредителей в совокупности с экстремальными погодными условиями вызывает гибель взрослых деревьев и массовое усыхание ясеневых насаждений.

Впервые на территории России *H. fraxineus* был выявлен в 2011 году в Санкт-Петербурге, в дендрарии Лесотехнического университета (Gross et al., 2014; McKinney et al., 2014; Мусолин и др., 2014). Однако, еще в 2007 году в Калининградской области отмечалось массовое усыхание ясеневых насаждений с участием опенка *Armillaria gallica* Marxm. & Romagn., поражавшего до 50–70 % корней деревьев (Жигунов и др., 2007). Причины, вызвавшие существенное ослабление и, как следствие, инфицирование ясеней данным вторичным патогеном, выявлены не были, но по аналогии со странами Прибалтики высока вероятность массового предварительного ослабления ясенников области халаровым некрозом. В 2012 году инфекционное поражение ветвей было зафиксировано в ясеневых древостоях памятника природы «Дудергофские высоты», где распространенность заболевания достигала 98,1 % (Шабунин и др., 2012) и в Государственном природном заказнике «Северное побережье Невской губы» (Musolin et. al., 2017), а в 2014 – в придорожных посадках вдоль трассы М1 от Москвы до границы с Беларусью (Звягинцев и др., 2015), т.е. на расстоянии более тысячи км от Санкт-Петербурга на юго-восток. В 2016 г. впервые выявлено поражение ясеня халаровым некрозом в зоне лесостепи (Колганихина, Пантелеев, 2016), на удалении более 400 км от ближайшей находки 2014 г. Симптомы болезни на взрослых деревьях здесь встречались единично, а их состояние было лучшим среди всех лесобразующих пород (Звягинцев, Баранчиков и др., 2016). Вместе с тем, подрост и пневая поросль, более восприимчивые к болезни, уже оказались пораженными инфекционным некрозом в средней и сильной степени. Таким образом, несмотря на нарастающую экономическую значимость инфекционного некроза ветвей ясеня обыкновенного в восточной части его ареала, в литературе встречаются лишь отдельные сведения о встречаемости этой опасной болезни, не дающие представления о картине распространения инвазии. Нашей задачей было выявление распространенности инфекционного усыхания ветвей ясеня и оценка его воздействия на состояние насаждений в европейской части России.

С этой целью в 2014, 2016 и 2017 гг. были проведены выборочные рекогносцировочные обследования ясеневых насаждений естественного и искусственного происхождения на территориях 34 субъектов РФ в Северо-западном, Центральном, Южном, Северо-Кавказском и Приволжском округах. Обследованием охвачено 246 насаждений местного (*F. excelsior* L.) и интродуцированных (преимущественно *F. pennsylvanica* Marshall) видов ясеня в лесных массивах, придорожных и городских посадках, дендрариях. Идентификацию болезни проводили по общеизвестным признакам (Kirisits et al., 2009; Звягинцев, Сазонов и др., 2016). Точность диагностики болезни выборочно проверяли по наличию в некротизированных тканях генетического материала *H. fraxineus* методом ПЦР-анализа с использованием видоспецифических праймеров.

Инфекционный некроз ветвей ясеня с характерными для *H. fraxineus* симптомами и признаками выявлен в насаждениях всех обследованных регионов. Для 31 субъекта Российской Федерации, на территории которых расположена ориентировочно пятая часть площади европейского ареала ясеня обыкновенного, болезнь найдена впервые. Общая встречаемость заболевания составила 96,7 %. Пораженность растений некрозом и санитарное состояние насаждений существенно отличались как по регионам, так и по годам исследования. При обследовании отмечено только 8 насаждений без признаков развития инфекционного некроза в Воронежской, Ростовской, Пензенской и Орловской областях, а также в Республике Адыгея. Ясеновые насаждения Центрального и Южного федеральных округов характеризуются в среднем меньшей пораженностью (19,1 и 17,6 % соответственно), по сравнению с Северо-Кавказским и Приволжским, где болезнь достигла уровня 27,9 и 29,0 % соответственно. Этот факт затрудняет «классическое» объяснение распространения *H. fraxineus* из предполагаемого центра непреднамеренной интродукции, которым принято считать Польшу (Kowalski, 2006; Timmermann et. al., 2011; Pautasso et. al., 2013). Если брать за основу общепринятую теорию инвазии патогена, то с момента первого обнаружения болезни в середине 90-х гг. прошлого века возбудитель смог быстро распространиться на значительные расстояния, заняв всю восточную часть ареала *F. excelsior*.

Пораженный инфекционным некрозом ветвей ясеневый древостой, наиболее удаленный от Польши, выявлен в Самурском лесу (Республика Дагестан), на расстоянии около 2,5 тыс. км от предполагаемого эпицентра европейской инвазии. Для преодоления такой дистанции средняя скорость распространения патогена должна быть не менее 100 км в год. Это значительно выше, чем скорость продвижения инфекции в северо-восточном направлении, которая по данным литовских исследователей составляет только 40 км в год (Laiviņš et al., 2016). Судя по истории выявления

халарового некроза ясеня в европейских странах, болезнь быстрее продвигалась в северо-восточном, северном и западном направлениях, в то время как ее распространение на юг сдерживалось горными системами и засушливым климатом (Timmermann et al., 2011; Pautasso et al., 2013; Hauptman et al., 2013; Pušpure et al., 2017). Очевидно, на восточном и юго-восточном фронтах инвазии сложились благоприятные условия для быстрого распространения возбудителя, что, однако, оставалось не замеченным из-за невысокой доли участия ясеня в составе лесных насаждений, большей устойчивости к некрозу ясенников на нелесных землях и «маскировке» симптомов инфекционного некроза другими патологиями. Среди маскирующих факторов можно отметить массовое повреждение ясеня другим дальневосточным инвайдером – узкотелой златкой *Agrilus planipennis* Fairmaire (Musolin et al., 2017), а также ослабление насаждений пожарами (Звягинцев и др., 2015), повреждение лесополос сносом сельскохозяйственных пестицидов (Звягинцев и др., 2018) и др.

Различия в пораженности двух наиболее распространенных в обследованных регионах видов ясеня *F. excelsior* и *F. pennsylvanica* статистически не достоверны и составляют соответственно $17,6 \pm 2,47$ % и $21,2 \pm 1,45$ %. В соседних с Россией странах, где симптомы болезни проявились раньше, эти показатели значительно выше. В ясеневых лесах Беларуси ветви деревьев первого яруса поражены некрозом в среднем на 43 % (Звягинцев и др., 2014), а в центральных и восточных регионах Украины пораженность достигает 50 % (Давиденко, 2015).

Насаждения других видов ясеня встречались при обследовании единично. Развитие болезни на них существенно варьировалась. Так, *F. ornus* L., представленный на момент обследования не устойчивой к болезни пневой порослью, был поражен на 32,5 %, *F. americana* Clarke – 14,0 %; *F. mandshurica* Rupr. – 15,0 %; *F. rhynchophylla* Hance. – 20,0 %; *F. angustifolia* subsp. *oxycarpa* – 5,0 %; *F. angustifolia* subsp. *syriaca* – 2,5 %.

Таким образом, инфекционный некроз ветвей ясеня, возбудителем которого является инвазивный аскомицет *H. fraxineus*, является широко распространенным заболеванием в европейской части России. Повсеместная встречаемость патогена в ясеневых насаждениях как минимум Беларуси и европейской части России ставит под сомнение его статус в Едином перечне карантинных объектов как вредного организма, отсутствующего на территории Евразийского экономического союза. Очевидно, что проведение карантинных и большинства профилактических мероприятий сдерживания инвазии на этих территориях уже нецелесообразны. Учитывая высокую вредоносность болезни и отсутствие опыта ее эффективного контроля, на наш взгляд, необходимо сосредоточить усилия ученых и практиков над решением задач мониторинга состояния, поддержания устойчивости, защиты и восстановления насаждений аборигенного вида – ясеня обыкновенного. Наличие отдельных насаждений без симптомов развития болезни на территориях охваченных инвазией, возможно, является свидетельством низкой восприимчивости восточноевропейских популяций *F. excelsior*. Это делает их ценным объектом изучения механизмов устойчивости ясеня к инвазивному патогену. Опыт стран Европы показывает высокую эффективность использования устойчивых генотипов и популяций ясеня обыкновенного для получения резистентных форм растения, создания генетических резерватов и лесосеменных плантаций.

Работа частично поддержана РФФИ (грант 17-04-01486а).

Литература

Давиденко Е. В. Основные причины массового усыхания ясеня в центральных и восточных областях Украины. Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2015. Вып. 211. С. 147–160.

Жигунов А. В., Семакова Т. А., Шабунин Д. А. Массовое усыхание лесов на северо-западе России. Лесобиологические исследования на северо-западе таежной зоны России: итоги и перспективы. 2007. С. 42–52.

Звягинцев В. Б., Алиев Х. У., Серая Л. Г. и др. Санитарное состояние посадок и естественных насаждений *Fraxinus* spp. на Северном Кавказе // Материалы XIV Делегатского съезда Русского ботанического общества. 2018 (в печати).

Звягинцев В. Б., Баранов О. Ю., Пантелеев С. В. Распространенность некроза ветвей ясеня, вызванного инвазивным микопатогеном *Hymenoscyphus fraxineus* Baral et al., в Подмосковье и вдоль автотрассы М1 // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: матер. 9-й Междунар. конф. / Под ред. В. Г. Стороженко, В. Б. Звягинцева. Минск: БГТУ, 2015. С. 87–89.

Звягинцев В. Б., Баранчиков Ю. Н., Серая Л. Г. и др. Особенности плодоношения *Hymenoscyphus fraxineus* в лесах Минской возвышенности и Среднерусской лесостепи // Биология, систематика и экология грибов и лишайников в природных экосистемах и агрофитоценозах: Матер. II междунауч. конф. Минск-Каменюки, 2016. С. 100–104.

Звягинцев В. Б., Сазонов А. А., Ярук А. В. и др. Особенности развития и мониторинг халарового некроза в ясеневых насаждениях и лесных питомниках. Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике: матер. Всерос. конф. с междунар. уч., г. Москва, 2016. С. 83–84.

Звягинцев В. Б., Филиппович В. Н., Шарандо А. В. Роль халарового некроза в процессе деградации ясенников Беларуси. Лесное и охотничье хозяйство. 2014. № 9. С. 8–11.

Колганихина Г. Б., Пантелеев С. В. Первое обнаружение опасного фитопатогенного гриба *Hymenoscyphus fraxineus* в Теллермановском лесу (южная лесостепь европейской части России) // Биология, систематика и экология грибов и лишайников в природных экосистемах и агрофитоценозах: Матер. II Междунауч. конф. Минск-Каменюки, 2016. С. 115–118.

Мусолин Д. Л., Булгаков Т. С., Селиховкин А. В. и др. *Dothistroma septosporum*, *D. pini* и *Hymenoscyphus fraxineus* (Ascomycota) – патогены древесных растений, вызывающие серьезную озабоченность в Европе. VIII Чтения памяти О. А. Катаева // Вредители и болезни древесных растений России: Матер. междунар. конф. (Санкт-Петербург, 18–20 ноября 2014 г.). СПб.: СПбГЛТУ. 2014. С. 54–55.

Шабунин Д. А., Семакова Т. А., Давиденко Е. В. и др. Усыхание ясеня на территории памятника природы «Дудергофские высоты», вызванное грибом *Hymenoscyphus pseudoalbidus*, и морфологические особенности его аскоспор. Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства. 2012. № 1–2. С. 70–79.

Gross A., Hosoya T., Queloz V. Population structure of the invasive forest pathogen *Hymenoscyphus pseudoalbidus*. Molecular Ecology. 2014. Vol. 23(12). P. 2943–2960.

Hauptman T., Piškur B., Groot M. D. et al. Temperature effect on *Chalara fraxinea*: heat treatment of saplings as a possible disease control method. Forest Pathology. 2013. Vol. 43. № 5. P. 360–370.

Hymenoscyphus fraxineus (CHAAFR) [Electronic resource]. Mode of access: <https://gd.eppo.int/taxon/CHAAFR/distribution>. Date of access: 18.03.2018.

Kirisits T., Matlakova M., Mottinger-Kroupa S. et al. The current situation of ash dieback caused by *Chalara fraxinea* in Austria. Proceedings of the conference of IUFRO working party. 2009. Vol. 7. № 2. P. 97–119.

Kowalski T. *Chalara fraxinea* sp. nov. associated with dieback of ash (*Fraxinus excelsior*) in Poland. Forest Pathology. 2006. Vol. 36. P. 264.

Laiviņš M., Priede A., Pušpure I. Spread of *Hymenoscyphus fraxineus* in Latvia: Analysis based on Dynamics of Young Ash Stands. Proceedings of the Latvian academy of sciences. Section B. 2016. Vol. 70. № 3(702). P. 124–130.

McKinney L. V., Nielsen L. R., Collinge D. B. et al. The ash dieback crisis: genetic variation in resistance can prove a long-term solution. Plant Pathology. 2014. Vol. 63. P. 485–499.

Musolin D. L., Selikhovkin A. V., Shabunin D. A. et al. Between ash dieback and emerald ash borer: two Asian invaders in Russia and the future of ash in Europe. Baltic Forestry. 2017. Vol. 23(1). P. 316–333.

Pautasso M., Aas G., Queloz V. et al. European ash (*Fraxinus excelsior*) dieback – a conservation biology challenge. Biol. Conserv. 2013. № 158. P. 37–49.

Pušpure I., Gerra-Inohosa L., Matisons R. et al. Tree-ring Width of European Ash Differing by Crown Condition and its Relationship with Climatic Factors in Latvia. Baltic Forestry. 2017. Vol. 23. № 1. P. 244–252.

Timmermann V., Børja I., Hietala A. M. et al. Ash dieback: pathogen spread and diurnal patterns of ascospore dispersal, with special emphasis on Norway. Bulletin OEPP/EPPO Bulletin. 2011. № 41 (1). P. 14–20.

ПЛОДОНОШЕНИЕ ГРИБОВ В ЛАПЛАНДСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Берлина Н. Г.¹, Исаева Л. Г.²

¹ Лапландский государственный природный биосферный заповедник

² Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН, isaeva@inep.ksc.ru

Лапландский государственный природный биосферный заповедник расположен в западной гористой части Мурманской области в подзоне северной редкостойной тайги. Территория заповедника площадью 278 тыс. га представляет собой типичный участок среднегорного района, характеризующегося чередованием озерных котловин, речных долин и всхолмленных равнин с небольшими по площади горными массивами.

Изучение микофлоры Лапландского заповедника начато с 50-х годов прошлого столетия (Пушкина, 1961; 1974). Фенологические наблюдения и учет урожайности грибов ведутся с 1964 г. Даты появления 46 видов макромицетов фиксируются ежегодно уже более 30 лет (Берлина и др., 2009). Длительное время учет урожайности грибов проводился по трем маршрутам в сосняках кустарничково-лишайниковых и приречном березняке (длиной 1 км, шириной 10 м каждый маршрут). С 2012 г. оценка урожайности грибов выполняется на трех стационарах, площадью 0,3 га каждый, в ельнике черничном, смешанном елово-сосново-березовом лесу кустарничково-зеленомошном и сосняке кустарничково-лишайниковом. Ежегодно дается глазомерная оценка плодоношения грибов в различных растительных сообществах (горная тундра, смешанные елово-сосново-березовые леса, ягельные боры, приречные березняки, ельники черничные) и в целом по заповеднику (табл. 1).

Таблица 1. Результаты глазомерной оценки плодоношения грибов в Лапландском заповеднике по годам (по шкале Каппера)

Вид	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017
Осиновик желто-бурый <i>Leccinum versipelle</i>	2	1	3	5	1–2	2	1
Осиновик красный <i>Leccinum aurantiacum</i>	0	0	0	2–3	1	1	0–1
Березовик обыкновенный <i>Leccinum scabrum</i>	1–2	1–2	2	3	1–2	2–3	1
Березовик болотный <i>Leccinum niveus</i>	1–2	1	1–2	1–2	1	1	1
Масленок зернистый <i>Suillus granulatus</i>	3	2	2	4	2–3	4	1
Масленок поздний <i>Suillus luteus</i>	3	1–2	2	4	1–2	3	1–2
Моховик желто-бурый <i>Suillus variegatus</i>	1–2	1–2	1–2	2–3	2	3–4	1–2
Волнушка розовая <i>Lactarius torminosus</i>	2–3	2–3	2–3	2–3	2	4	1–2
Серушка <i>Lactarius flexuosus</i>	2	2	2	2	2	3	0–2
Горькушка <i>Lactarius rufus</i>	4	4	4	4	2–3	4–5	2–4
Млечник обыкновенный <i>Lactarius trivialis</i>	1–2	1–2	1–2	1–2	1–2	3–4	2
Колпак кольчатый <i>Rozites caperata</i>	1	1	1	1	1	3	0–1
Сыроежка бледно-зеленая <i>Russula aeruginea</i>	3	3	3	3	2	3	2

Примечание: 0 – полный неурожай, 1 – почти полный неурожай, 2 – урожай плохой, 3 – урожай средний, 4 – урожай хороший, 5 – урожай очень хороший.

Погодные условия вегетационного сезона 2011 г. способствовали плодоношению макромицетов только в поздне-летний и осенний периоды. Основным лимитирующим фактором плодоношения грибов в этом вегетационном сезоне явилось прохладная температура в июне, во второй и третьей декадах августа и недостаток осадков во второй половине июля и августа. Плодоношение грибов длилось до второй декады октября, заморозки на почве 19 сентября не повлияли на появление грибов, сильный заморозок 24 октября приостановил, а заморозок в воздухе 25 октября прервал полностью плодоношение всех видов макромицетов. Урожайность грибов этого года была средней.

Основными лимитирующими факторами плодоношения грибов в вегетационном сезоне 2012 г. были прохладная температура в июне, во второй и третьей декадах августа и недостаток осадков в июне и августа. Плодоношение грибов длилось до середины второй декады октября, заморозки на почве 19 сентября не повлияли на грибы, а сильный заморозок 26 сентября пресек полностью плодоношение всех видов макромицетов. В целом по заповеднику урожайность грибов была слабой.

Жаркая температура в конце мая, во второй и третьей декадах июня и июля и недостаток осадков в течение всего месяца в августе явились основными лимитирующими факторами плодоношения грибов в вегетационном сезоне 2013 г. Плодоношение длилось до второй декады октября, заморозок на почве в первой декаде октября приостановил, а заморозок в воздухе 11 октября полностью прекратил плодоношение всех видов макромицетов. Урожайность грибов 2013 г. была средней.

В вегетационный период 2014 г. было обильное плодоношение макромицетов во второй половине поздне-летнего и осеннего периодов. Основным ограничением в плодоношении грибов в этом вегетационном сезоне явилась жаркая температура в середине июня, в первой декаде августа и недостаток осадков в течение всего июля и первой и третьей декады августа. Плодоношение длилось до второй декады октября, заморозки на почве в первой декаде октября приостановили, а заморозок в воздухе 11 октября прервал полностью плодоношение всех видов макромицетов. Плодоношение грибов было хорошим, хоть и не продолжительным из-за жаркой погоды.

Погодные условия вегетационного сезона 2015 г. не способствовали хорошему плодоношению макромицетов весь летний период. Так, до конца июля грибов практически не было, немного лучше была ситуация в августе и сентябре. Особенно плохо плодоносили «благородные» съедобные грибы, белые грибы встречались единично, мало было и подосиновиков, это было сильно заметно по сравнению с предыдущим 2014 г., обильным на урожай этих видов. Плодоношение длилось до 02 октября, заморозки на почве в первой декаде октября задержали, а заморозок в воздухе 04 октября прекратил полностью плодоношение всех видов макромицетов. В целом плодоношение грибов в 2015 г. было неудовлетворительным.

В 2016 г. плодоношение макромицетов было хорошо заметно лишь в поздне-летний период. До конца июля грибов практически не было, лучше была ситуация в августе и сентябре. Хуже плодоносили «благородные» съедобные грибы, белые грибы встречались не часто, немного было и подосиновиков, по сравнению с 2014 г., обильным на урожай этих видов. Этот год был более урожайным, чем предыдущий (2015 г.). Плодоношение грибов длилось до 09 октября, заморозки на почве в первой декаде октября приостановили, а заморозок в воздухе 26 октября полностью пресек плодоношение всех видов макромицетов. В целом по заповеднику плодоношение грибов в 2016 г. было хорошим.

Вегетационный период в 2017 г. начался 18 мая и закончился 30 октября. Лето началось значительно позднее (на 21 день) обычных сроков: устойчивый переход среднесуточной температуры воздуха выше +10 °C состоялся 08 июля, было недолгим (46 дней) и холодным, средняя температура воздуха за этот период составила $14,4 \pm 0,27$ градуса ($n=182$). Последняя декада июля, первая и последняя декады сентября по осадкам были значительно ниже нормы, недостаток тепла за весь период, не способствовали появлению грибов, их практически не было и появление большинства из них запаздывало. Урожайность грибов была очень низкой, и существенно не отличалась по слоям появления (первый весенний, летний, поздне-летний и осенний). Появление грибов отмечалось до середины сентября, когда первые заморозки (конец августа и первая декада сентября) на почве ослабили, а заморозок в воздухе 17 сентября полностью прекратил плодоношение почти всех видов макромицетов. Плодоношение грибов в этот сезон было неудовлетворительным и не продолжительным.

В заповедниках длительные ряды непрерывных наблюдений за состоянием биоты представляют особую ценность. Среди заповедников Мурманской области самые длительные ряды наблюдений за макромицетами по количеству лет (более 50 лет) имеет Кандалакшский заповедник, по количеству видов (46 видов грибов) – Лапландский заповедник (Берлина и др., 2009). В заповеднике «Пасвик» в виду отсутствия постоянных специалистов и более позднего создания заповедника (1993 г.) длительность наблюдений имеет меньший срок. Известно, что в Лапландском заповеднике уже многие стационары, где получен колоссальный материал наблюдений, пришли в негодность или не используются, многие пробные площади утеряны и не подлежат восстановлению (Берлина, Исаева, 2015). В настоящее время сложилась критическая ситуация по проведению различных ботанических исследований на территории Лапландского и Кандалакшского заповедников. Проблема отсутствия квалифицированных специалистов требует незамедлительного решения. Очень важно сохранить непрерывность, круглогодичность, стационарность и преемственность наблюдений, которые позволяют получить данные интересные не только для заповедника, но и для региона.

Таблица 2. Сроки появления плодовых тел некоторых видов грибов за 35 лет наблюдений

№ п/п	Вид	Средняя дата появления за 35 лет наблюдений
1	Головач круглый – <i>Calvatia coelata</i>	28.06
2	Строчок обыкновенный – <i>Gyromitra esculenta</i>	06.06
3	Сморчок конический – <i>Morchella conica</i>	22.06
4	Березовик обыкновенный – <i>Leccinum scabrum</i>	04.07
5	Березовик болотный – <i>Leccinum niveus</i>	24.07
6	Осиновик желто-бурый – <i>Leccinum versipelle</i>	11.07
7	Осиновик красный – <i>Leccinum aurantiacum</i>	27.07
8	Осиновик белый – <i>Leccinum versipelle</i> [= <i>Leccinum percandidum</i>]	09.08
9	Масленок поздний – <i>Suillus luteus</i>	12.08
10	Масленок лиственничный – <i>Suillus grevillei</i>	06.08
11	Масленок зернистый – <i>Suillus granulatus</i>	15.07
12	Моховик желто-бурый – <i>Suillus variegatus</i>	01.08
13	Груздь настоящий – <i>Lactarius resimus</i>	16.08
14	Груздь черный – <i>Lactarius plumbens</i>	17.08
15	Груздь желтый – <i>Lactarius scrobiculatus</i>	13.08
16	Подгруздок белый – <i>Russula delica</i>	15.08
17	Подгруздок черный – <i>Russula adusta</i>	14.08
18	Колпак кольчатый – <i>Rozites caperata</i>	14.08
19	Волнушка розовая – <i>Lactarius torminosus</i>	01.08
20	Серушка – <i>Lactarius flexuosus</i>	11.08
21	Млечник вялый – <i>Lactarius vietus</i>	15.08
22	Млечник душистый – <i>Lactarius gliciosmus</i>	13.08
23	Горькушка – <i>Lactarius rufus</i>	25.07
24	Млечник обыкновенный – <i>Lactarius trivialis</i>	10.08
25	Рыжик еловый – <i>Lactarius deliciosus</i> f. <i>nicea</i>	10.08
26	Сыроежка бледно-зеленая – <i>Russula aeruginea</i>	26.07
27	Сыроежка жгуче-едкая – <i>Russula emetica</i>	25.07
28	Сыроежка болотная – <i>Russula paludosa</i>	30.07
29	Сыроежка желтая – <i>Russula flava</i>	03.08
30	Сыроежка сереющая – <i>Russula decolorans</i>	05.08
31	Сыроежка ломкая фиолетовая – <i>Russula virescens</i>	02.08
32	Опенок осенний – <i>Armillaria mellea</i>	24.08
33	Зеленушка – <i>Tricholoma flavovirens</i>	03.09
34	Лаковица сосновая – <i>Laccaria proxima</i>	23.07
35	Лаковица розовая – <i>Laccaria laccata</i>	26.07
36	Трутовик овечий – <i>Albatrelus ovinus</i>	06.08
37	Ежевик желтый – <i>Hidnum repandum</i>	13.08
38	Мокруха сосновая – <i>Chroogomphus rutillus</i>	16.08
39	Паутинник слизистый – <i>Cortinarius mucosus</i>	01.08
40	Паутинник козий – <i>Cortinarius traganus</i>	09.08
41	Паутинник браслетчатый – <i>Cortinarius armillatus</i>	06.08
42	Мухомор красный – <i>Amanita muscaria</i>	14.08
43	Рядовка коричневая – <i>Tricholoma albobrunneus</i>	24.08
44	Гигрофор сыроежковый – <i>Hygrophorus russula</i>	24.08
45	Гигрофор еловый – <i>Hygrophorus picea</i>	26.08
46	Свинушка тонкая – <i>Paxillus involutus</i>	16.08
47	Белый гриб – <i>Boletus edulis</i>	22.07

Литература

Берлина Н. Г., Москвичева Л. А., Макарова О. А., Поликарпова Н. В. Сроки появления некоторых видов макромицетов на Кольском полуострове // Изучение грибов в биогеоценозах: сборник материалов V Междунар. конф. (г. Пермь, 7–13 сентября 2009 г.). Пермь, 2009. С. 28–31.

Исаева Л. Г., Берлина Н. Г. Проблемы мониторинга растительных сообществ Лапландского биосферного заповедника (Мурманская область) // Международное совещание «Проблемы изучения и сохранения растительного мира Восточной Фенноскандии», посвящ. 100-летию со дня рождения М. Л. Раменской. Апатиты, 15–19 июня 2015: тезисы докладов. Апатиты, 2015. С. 40–41.

Пушкина Н. М. Видовой состав и особенности плодоношения шляпочных грибов. 1961. 70 с. (Рукопись Лапландского государственного биосферного заповедника)

Пушкина Н. М. Шляпочные грибы – компоненты лесных сообществ Лапландского заповедника. Мончегорск, 1974. 172 с. (Рукопись фонда Лапландского государственного биосферного заповедника).

СОХРАНЕНИЕ РЕДКИХ ЛЕКАРСТВЕННЫХ ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИХ МАКРОМИЦЕТОВ В КОЛЛЕКЦИИ КУЛЬТУР ШЛЯПОЧНЫХ ГРИБОВ (IBK)

Бисько Н. А., Михайлова О. Б., Ломберг М. Л., Митропольская Н. Ю., Аль-Маали Г. А.

Институт ботаники имени Н. Г. Холодного НАН Украины, mikhajlova.ok@gmail.com

Шляпочные макромицеты – обширная группа грибов, широко распространенная в природе и чрезвычайно важная по своей практической значимости. Эти грибы выполняют важную роль в жизни леса. Виды-микоризообразователи древесных и кустарниковых растений способствуют водно-минеральному питанию своих симбионтов, и тем самым повышают их жизнеспособность и продуктивность. Ксилотрофы, разрушая древесные остатки, ускоряют поступление биогенных элементов детрита в вещественно-энергетический круговорот лесных экосистем. Макромицеты также активно участвуют в создании почвенного плодородия в лесах.

Сегодня в мире известно около 2000 видов макромицетов, плодовые тела которых можно употреблять в пищу, а у более чем 700 видов установлены лечебные свойства. Тысячелетиями эта группа грибов использовалась человеком для питания и лечения, сегодня же макромицеты являются перспективными для получения новых лечебно-профилактических, пищевых продуктов и добавок, фармакологических препаратов и др. (Бухало и др., 2004; Бухало и др., 2011; Бисько и др., 2012). Интенсивные исследования увенчались созданием эффективных противоопухолевых препаратов, получаемых из плодовых тел или биомассы грибов, выращенной на жидких питательных средах определенного, стабильного химического состава. Плодовые тела, мицелий и споры лекарственных грибов содержат различные биоактивные компоненты, которые включают главным образом тритерпены, полисахариды, нуклеотиды, стеролы, жирные кислоты, белки, пептиды и микроэлементы.

Макромицеты с лекарственными свойствами служат основой для создания функциональных пищевых продуктов, укрепляющих иммунитет и предупреждающих многие заболевания. Созданию биоактивных добавок (БАДов) на основе лекарственных съедобных грибов уделяется все больше внимания в микологических и медико-биологических исследованиях, проводимых сегодня в Украине.

Наиболее важным фактором, определяющим успешное проведение фундаментальных и прикладных исследований культур макромицетов с лекарственными свойствами является наличие специализированной коллекции культур, на базе которой ведется скрининг штаммов по морфолого-физиологическим характеристикам. В Украине наибольшей официальной специализированной коллекцией культур макромицетов является Коллекция культур шляпочных грибов Института ботаники имени Н. Г. Холодного НАН Украины (*IBK*). Она была основана в 1966 году и содержит в своих фондах более 1110 штаммов 186 видов, относящихся к 88 родам грибов отделов Basidiomycota и Ascomycota (Bisko et al., 2016). В коллекции хранятся дикариотические штаммы базидиальных и сумчатых макромицетов различных таксономических и экологических групп грибов широкого географического происхождения, представляющих прежде всего многообразие микобиоты Украины. Согласно постановлению Кабинета Министров Украины от 19 декабря 2001 г. № 1709 Коллекция культур шляпочных грибов Института ботаники была внесена в реестр научных объектов, составляющих Национальное достояние Украины. Коллекция *IBK* также внесена в международную базу данных WFCC, куратор коллекции – д.б.н. Бисько Н. А. (Код доступа 1152; http://www.wfcc.info/ccinfo/index.php/collection/by_id/1152). Большое внимание в уделяется созданию в Коллекции (*IBK*) таксономического и штаммового разнообразия съедобных и лекарственных дереворазрушающих грибов.

Важным направлением работы Коллекции (*IBK*) является интродукция в культуру и сохранение ксилотрофных видов макромицетов, редких для микобиоты Украины. Особое внимание уделяется культурам видов, занесенных в «Красную книгу Украины», и другим редким и исчезающим видам макромицетов (Бисько і інш., 2016; Бисько і інш., 2017; Ломберг, 2017; Михайлова, 2016; Михайлова, 2017).

Большинство культур Коллекции были получены авторами в разные годы из ткани или спорового материала плодовых тел, собранных в природе, на территории Украины, стран СНГ, Западной Европы, Израиля, США, Индии и др. (Bisko et al., 2016). Особое внимание в Коллекции уделяется точной идентификации культур на видовом уровне, установлению важнейших экологических факторов, обеспечивающих поддержание жизнеспособности и биосинтетической активности при длительном хранении культур.

При установлении таксономического положения культур грибов используются следующие критерии: наличие и морфология стадии телеоморфы; морфология и скорость роста мицелиальной колонии на эталонной среде; наличие и тип конидиального спороношения; наличие, расположение и морфология пряжек (для базидиомицетов) и других структур вегетативного мицелия; ферментативные реакции (тесты) грибной колонии; температурный интервал роста мицелия (особенно верхний предел). Кроме того, в последние несколько лет, для целей верификации стали активно применяться молекулярно-генетические методы (Mykchaylova et al., 2017). Для штаммов *Sparassis crispa* (Wulfen) Fr., *Fomitopsis officinalis* (Vill.) Bondartsev & Singer, хранящихся в Коллекции (IBK) проведено полное определение нуклеотидных последовательностей внутреннего транскрипционного спейсера: ITS1, 5.8S и ITS2 регионов рПНК, а также частичное определение 18S и 28S последовательностей, окружающих ITS. По результатам поиска в Генбанке (GenBank) депонированные там последовательности образцов *S. crispa* показали 99–98 % идентичности с полученными нами последовательностями, подтвердив, тем самым, вид исследованных штаммов. На основе молекулярного анализа ITS последовательности штаммов *S. crispa* и *F. officinalis* внесены в базу данных NCBI GenBank.

Исследования с применением сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) позволили получить новые данные о морфологии культур более 100 видов лекарственных грибов (Buchalo et al., 2009; Buchalo et al., 2011). Важной характеристикой при отборе штаммов-продуцентов является радиальная скорость роста на агаризованных питательных средах. В Коллекции проведен отбор продуцентов плодовых тел, биомассы, лечебно-профилактических пищевых добавок, биологически активных веществ в т.ч. имеющих лечебное действие. Это штаммы видов *Grifola frondosa* (Dicks.) Gray, *Fomitopsis officinalis* (Vill.) Bondartsev & Singer, *Hericium abietis* (Weir ex Hubert) K. A. Harrison, *H. alpestre* Pers., *H. cirrhatum* (Pers.) Nikol., *H. clathroides* (Pall.) Pers., *H. coralloides* (Scop.) Pers., *H. erinaceus* (bull.) Pers., *Pleurotus nebrodensis* (Inzenga) Qué., *Sparassis crispa* (Wulfen) Fr., *S. nemecii* Pilát & Vesely, *S. laminosa* Fr., *Ganoderma lucidum* (Curtis) P. Karst. и др. (Бухало и др., 2011; Dyakov et al., 2011; Бисько и др., 2012; Бисько і інш., 2016; Михайлова, 2017; Ломберг, 2017; Vedenicheva et al., 2016). Исследование ферментов грибов необходимо для понимания их физиологии, биохимии, экологии, а также установления признаков, которые могут быть использованы как дополнительные таксономические критерии. В систематике базидиальных макромицетов на видовом уровне имеет значение наличие монофенол-монооксигеназ, в первую очередь лакказы, тирозиназы и пероксидазы. Для дереворазрушающих базидиомицетов наличие тех или иных ферментов является важным признаком при определении культур по ключу. Направленный поиск активных штаммов грибов – продуцентов ферментов в природе позволяет уточнить место и роль отдельных видов грибов в круговоротах веществ, определить их экологические ниши, отобрать наиболее активные продуценты для биотехнологических целей. Изучена способность грибов разных экологических и систематических групп к продуцированию внеклеточных ферментов, которые характеризуют метаболизм углеводов (амилаза, целлюлаза, β -глюкозидаза, протеаза, казеиназа) и азотных соединений (нитрат-редуктаза, уреазы), окислительно-восстановительные процессы (лакказы, тирозиназа, пероксидаза), липидов (липаза). В процессе отбора биотехнологически перспективных штаммов важно установить корреляцию между определенными морфологическими, физиологическими, биохимическими характеристиками культур и желаемыми свойствами продуцентов.

Для биотехнологически перспективных штаммов разработаны методологические подходы использования биостимуляторов повышающие продуктивность синтеза биомассы и биологически активных веществ в т.ч. имеющих лечебное действие (Аль-Маали, 2016а; Аль-Маали, 2017). Так для высокопродуктивного штамма *Ganoderma lucidum* 1900 подобраны оптимальные концентрации цитрата цинка, полученного методом аквананотехнологии, увеличивающие синтез биомассы (Аль-Маали, 2015). Экспериментально доказано, что применение данного вещества в рекомендо-

ванних концентраціях позитивно впливає на якісний склад біомаси *G. lucidum* 1900, а саме підвищує вміст ліпідів, без зниження якості жирнокислотного складу. При використанні ацвананоцітрату цинку також було відмічено збільшення вмісту сирового протеїну в біомасі *G. lucidum* 1900 на 50 % відносно контролю з одночасним підвищенням загальної кількості незамінних амінокислот в його складі (Аль-Маалі, 2016b).

В кожному конкретному випадку пошукова програма скринінгу продуцентів включає в себе дослідження в чистих культурах макроміцетів ферментів, антибіотиків, полісахаридів, пігментів, фітогормонів, підбору оптимальних значень рН, джерел вуглецю, азоту, мінеральних елементів, вітамінів, біостимуляторів і др. для забезпечення найкращого росту міцелія, утворення плодових тіл або продуктів метаболізму.

Література

- Аль-Маалі Г. А. Вплив цитратів металів, отриманих методом ацвананотехнології, на ріст штамів лікарських макроміцетів *Ganoderma lucidum* 1900 і *Trametes versicolor* 353. Укр. ботан. журн. 2015, 72 (4). С. 393–397.
- Al-Maali G. A., Bisko N. A., Ostapchuk A. M. The effect of citrate and sulfate of different metals on the biomass composition of medicinal mushroom *Trametes versicolor* (L.) Lloyd. Chornomors'k. bot. z. 2016a, 12 (1). С. 64–71.
- Al-Maali G. A., Bisko N. A., Ostapchuk A. M. The effect of zinc citrate and zinc sulfate on the growth and biomass composition of medicinal mushroom *Ganoderma lucidum* // Микология и фитопатология. 2016 b, 50 (5). С. 313–317.
- Аль-Маалі Г. А. Вплив різних сполук мікроелементів на синтез біомаси та екзополісахаридів міцелієм *Trametes versicolor* (Polyporaceae, Polyporales). Biosystems diversity. 2017, 25 (4). С. 289–296.
- Бисько Н. А., Бабицька В. Г., Бухало А. С., Ломберг М. Л., Михайлова О. Б., Пучкова Т. А., Соломко Э. Ф., Щербань В. В. Биологические особенности лекарственных макромицетов в культуре: Сборник научных трудов в двух томах / Под ред. чл.-кор. НАН Украины С.П. Вассера. Киев: Альтерпрес, 2012. Т. 2. 459 с.
- Бисько Н. А., Ліновицька В. М. Біологічні особливості рідкісного лікарського гриба *Grifola frondosa* (Meripilaceae, Polyporales) у культурі // Рідкісні рослини і гриби України та прилеглих територій: реалізація природоохоронних стратегій: матер. IV міжнар. Конфер (Київ, 16–20 травня 2016р.). Київ: Паливода А. В., 2016. С. 171–174.
- Бисько Н. А., Ломберг М. Л., Михайлова О. Б., Митропольська Н. Ю., Аль-Маалі Г. А. Збереження рідкісних видів макроміцетів *ex situ* в Колекції культур шапинкових грибів ІБК // Рідкісні рослини і гриби України та прилеглих територій: реалізація природоохоронних стратегій: матер. IV міжнар. Конфер (Київ, 16–20 травня 2016 р.). Київ: Паливода А. В., 2016. С. 174–177.
- Бисько Н. А., Ломберг М. Л., Митропольська Н. Ю., Аль-Маалі Г. А., Михайлова О. Б. Збереження у колекції культур шапинкових грибів (ІБК) рідкісних та зникаючих видів макроміцетів, виділених на території НПП «Гуцульщина» // Природоохоронні, історико-культурні та екоосвітні аспекти збалансованого розвитку українських Карпат: матер. міжнар. наук.-практ. конфер., присвяченої 15-й річниці НПП «Гуцульщина» (Косів, 08–10 червня 2017 р.). Косів: 2017. С. 209–214.
- Бухало А. С., Бисько Н. А., Соломко Э. Ф., Бидай В. Т., Митропольская Н. Ю., Поединок Н. Л., Михайлова О. Б. Культивирование съедобных и лекарственных грибов. Практические рекомендации. Киев, 2004. 128 с.
- Бухало А. С., Бабицька В. Г., Бисько Н. А. и др. Биологические особенности лекарственных макромицетов в культуре // Сборник научных трудов в двух томах / Под ред. чл.-кор. НАН Украины С. П. Вассера. Киев: Альтерпрес, 2011. Т. 1. 212 с.
- Ломберг М. Л. Биологические свойства букового гриба *Hypsizygus marmoreus* (Peck) H. E. Bigelow // Макромицеты: лекарственные свойства и биологические особенности. К., 2012. С. 151–180.
- Ломберг М. Л., Михайлова О. Б., Бисько Н. А. Колекція культур шапинкових грибів (ІБК) як об'єкт національного надбання. Укр. ботан. журн. 2015, 72 (1). С. 22–28. <http://dx.doi.org/10.15407/ukrbotj72.01.022>
- Ломберг М. Л. Морфолого-культуральні властивості рідкісних видів грибів *Hericium coralloides* та *Hericium alpestre* (Hericiaceae) з Покутських Карпат // Природоохоронні, історико-культурні та екоосвітні аспекти збалансованого розвитку Українських Карпат: Матеріали міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої 15-й річниці НПП «Гуцульщина» (м. Косів, Івано-Франківська обл. 8–9 червня 2017 року). Косів: ПП Павлюк М.Д., 2017. С. 237–243.
- Михайлова О. Б. Морфолого-культуральні властивості лікарського гриба *Fomitopsis officinalis* (Fomitopsidaceae, Polyporales), занесеного до Червоної книги України // Рідкісні рослини і гриби України та прилеглих територій: реалізація природоохоронних стратегій: матер. IV міжнар. конфер. (Київ, 16–20 травня 2016 р.). Київ: Паливода А. В., 2016. С. 190–192.

Михайлова О. Б. Культурально-морфологічні властивості рідкісного гриба *Sparassis nemecii* (Sparassidaceae, Polyporales) // Природоохоронні, історико-культурні та екоосвітні аспекти збалансованого розвитку українських Карпат: Матер. міжнар. наук.-практ. конфер., присвяченої 15-й річниці НПП «Гуцульщина» (Косів, 08–10 червня 2017 р.). Косів: 2017. С. 243–248.

Bisko N. A., Lomberg M. L., Mytropolska N. Yu., Mykchaylova O. B. The IBK mushroom culture collection. Kyiv: M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of the Ukraine, Alterpres, 2016. 120 p.

Buchalo A., Mykchaylova O., Lomberg M., Wasser S. P. Microstructures of vegetative mycelium of Macromycetes in pure cultures. Kyiv: M.G. Kholodny Institute of Botany, 2009. 224 p.

Buchalo A. S., Wasser S. P., Mykchaylova O. B., Bilay V. T., Lomberg M. L. Taxonomical significance of microstructures in pure cultures of macromycetes. In Proceedings of the 7th International Conference on Mushroom Biology and Mushroom Products (ICMBMP7) (2011, October). P. 4–7.

Dyakov M. Yu., Kamzolkina O. V., Shtaeer O. V., Bisko N. A., Poyedinok N. L., Mykchaylova O. B., Tikhonova O. V., Tolstikhina T. E., Vasil'eva B. F., Efremenkova O. V. Morphological Characteristics of Natural Strains of Certain Species of Basidiomycetes and Biological Analysis of Antimicrobial Activity under Submerged Cultural Conditions. *Microbiology*, 2011, 80(2). P. 274–285. <http://dx.doi.org/10.1134/S0026261711020044>.

Mykchaylova O. B., Bisko N. A., Sukhomlyn M. M., Lomberg M. L., Pasaylyuk M. V., Petrichuk Y. V., Gryganskyi A. P. Biological peculiarities of a rare medicinal mushroom *Fomitopsis officinalis* (Fomitopsidaceae, Polyporales) on agar media and plant substrates. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2017, 8 (4). P. 469–475.

Mykchaylova O. B., Gryganskyi A. P., Lomberg M. L., Bisko N. A. The study of morphological and cultural properties of *Sparassis crispa* (Sparassidaceae, Polyporales). *Ukrainian Journal of Ecology*. 2017, 7 (4): 550–558.

Vedenicheva N. P., Al-Maali G., Mytropolska N. Yu., Mykchaylova O. B., Bisko N. A., Kosakivska I. V. Endogenous cytokinins in medicinal basidiomycetes mycelial biomass. *Biotechnologia acta*. 2016, 9 (1): 55–63. <http://dx.doi.org/10.15407/biotech.9.01.055>.

РАЗВИТИЕ РЖАВЧИННОГО ГРИБА *COLEOSPORIUM TUSSILAGINIS* НА СОСНЕ И НА ДРУГИХ РАСТЕНИЯХ-ХОЗЯЕВАХ

Благовещенская Е. Ю.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, kathryn@yandex.ru

Ржавчина хвой сосны – это довольно обычное заболевание, поражающее преимущественно молодые двухвойные сосны (Азбукина, 2005; Чураков, Чураков, 2012). Возбудителем данной болезни является разнохозяйинный ржавчинный гриб *Coleosporium* sp., для которого сосна является промежуточным хозяином, что справедливо для всех видов этого рода, которых описано более сотни (Cummins, Hiratsuka, 2003; Азбукина, 2005). Заражение хвой происходит базидиоспорами патогена весной, после чего на хвоинках развиваются спермогонии гриба (стадия 0), и, в благоприятных для патогена условиях, далее следует массовое развитие эциев (стадия I) типа «перидермидум», имеющих вид небольших, слегка продолговатых пузырьков с белым пленчатым перидием, после разрыва которого обнажается ярко-оранжевая масса эциоспор. Эциоспоры выполняют функцию смены хозяина и заражают травянистые растения различных семейств. На основном хозяине происходит развитие так называемых «летних спор» – урединиоспор (стадия II), которые способны снова заражать основного хозяина и обеспечивают массовое распространение патогена. В конце лета под эпидермисом растения закладывается слой одноклеточных телиоспор (стадия III), образующих плотные корочки красного цвета. Телиоспоры прорастают весной четырехклеточной внутренней базидией, формирующей четыре базидиоспоры (Азбукина, 2005; Чураков, Чураков, 2012).

Морфологически все виды рода *Coleosporium* очень близки и, фактически, идентификация их возможна только по растениям-хозяевам. В связи с этим уже довольно давно возникло предположение, что многие описанные таксоны представляют собой один и тот же вид, способный проходить жизненный цикл на разных растениях (Termoshuizen, Swertz, 2011), что в настоящее время отражено в базе Index Fungorum. Большую часть европейских видов этого рода предложено рассматривать как специализированные формы (*formae speciales*) вида *Coleosporium tussilaginis* (Pers.) Lév. (Helfer, 2013).

На Звенигородской Биологической станции им. С. Н. Скадовского (ЗБС МГУ) ржавчина хвой сосны отмечается постоянно (Благовещенская, 2014, 2016), проходя полный жизненный цикл. Настоящая работа посвящена особенностям сезонной динамики этого патогена на разных хозяевах. В работе использованы данные наблюдений за 6 лет (2012–2017 гг.), наличие или отсутствие

стадий патогена отмечали два раза в месяц; на графиках (1) означает первую половину месяца, (2) – вторую. Для оценки вероятности развития определенной стадии патогена в каждый период вегетационного сезона использовали долю лет от общего периода наблюдений, когда патоген наблюдался в данной стадии на данном хозяине. Данные за сентябрь и октябрь для анализа не использовали, в связи с их фрагментарностью. Сглаживание временных рядов проводили методом скользящего среднего по трем точкам.

Стадии 0 и I данный патоген в условиях ЗБС проходит на молодых соснах (*Pinus silvestris* L.; Pinaceae), в возрасте от 5 до 15 лет, растущих на территории 7 квартала. Обобщенные данные по эциостадии приведены на рис. 1, в целом, можно сказать, что сроки формирования эциев сильно варьируют по годам. Хотя во второй половине мая данную стадию патогена можно обнаружить с высокой степенью вероятности, но, тем не менее, если в большинстве случаев в это время эции только начинают формироваться, то, например, в 2015 г. формирование эциев началось в апреле и концу мая видимые проявления болезни на сосне уже исчезли.

В качестве основного хозяина *Coleosporium* sp. на ЗБС могут выступать 9 видов растений из трех семейств (Asteraceae, Campanulaceae, Scrophulariaceae). Ранее, согласно этим видам растений, мы бы выделяли 6 видов паразитических грибов:

Coleosporium campanulae (Pers.) Tul. на *Campanula latifolia* L. (колокольчик широколистный), *C. rapunculoides* L. (колокольчик рапунцелевидный), *C. trachelium* L. (колокольчик крапиволистный);

Coleosporium melampyri (Rebent.) Kleb. на *Melampyrum nemorosum* L. (марьянник дубравный);

C. senecionis (Pers.) Fr. на *Senecio fluviatilis* Wallr. (крестовник приречный);

C. sonchi Lév. на *Lactuca serriola* L. (латук компасный), *Sonchus arvensis* L. (осот полевой);

C. telekiae Thüm. на *Telekia speciosa* (Schreb.) Baumg. (телекия прекрасная);

C. tussilaginis (Pers.) Lév. на *Tussilago farfara* L. (мать-и-мачеха обыкновенная).

Как уже было сказано выше, все эти виды сейчас считаются синонимами *C. tussilaginis*. Развитие и урединио-, и телиостадий на разных хозяевах происходит обычно неодновременно. По времени стадия II следует за стадией I (рис. 1), причем первые симптомы из всех травянистых растений появляются именно на мать-и-мачехе (*Tussilago*), которая произрастает как на территории 7 квартала в непосредственной близости от сосен, так и на сравнительно удаленной от очага ржавчины хвои территории поселка.

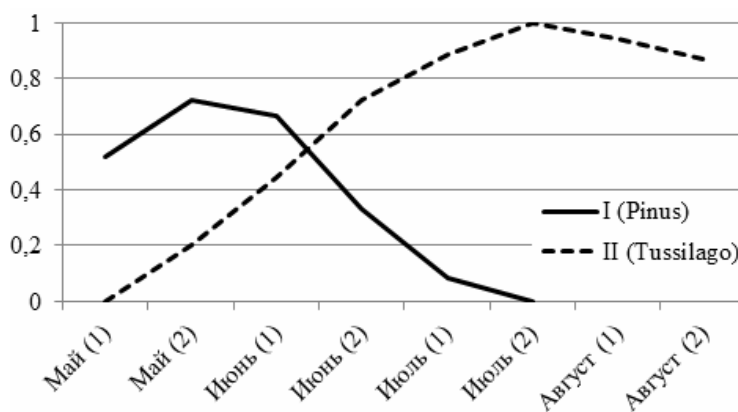


Рис. 1. Оценка вероятности развития стадий I и II *Coleosporium tussilaginis* в разные месяцы на территории ЗБС МГУ (пояснения в тексте)

Развитие ржавчины на марьяннике, произрастающем там же, где и мать-и-мачеха, происходит с заметным запаздыванием, а следом начинается развитие ржавчины на крестовнике в пойме Москвы-реки (рис. 2).

Тем самым, исходя из наблюдений сезонной динамики, можно предположить, что заражение и марьянника, и крестовника происходит не эциоспорами, образуемыми патогеном на сосне, а урединиоспорами, образуемыми на мать-и-мачехе. Что касается прочих видов растений, то патоген на них обнаруживается лишь эпизодически, что, вероятно, связано с меньшей плотностью их произрастания. Практически всегда обнаружение патогена на этих видах следует за развитием болезни

на мать-и-мачехе. Единственным исключением является поражение колокольчика крапиволистного в 2016 г., выявленное в конце мая, одновременно с развитием ржавчины на сосне. Следует отметить, что в мае 2016 г. было отмечено развитие урениниостадии для многих ржавчинных грибов, которые перезимовали на растении-хозяине.

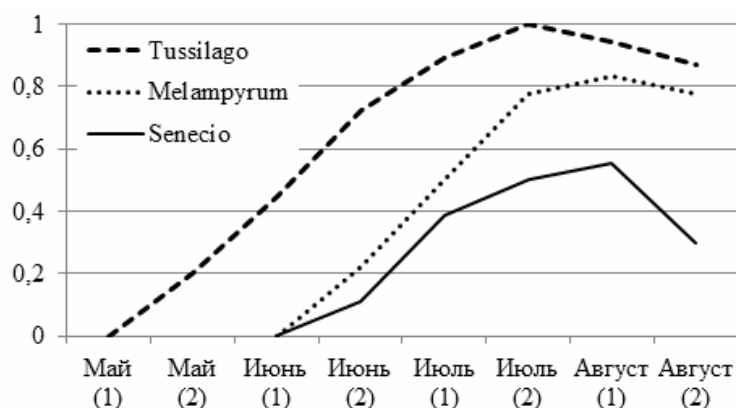


Рис. 2. Оценка вероятности развития стадий II *Coleosporium tussilaginis* в разные месяцы на разных хозяевах на территории ЗБС МГУ (пояснения в тексте)

Развитие телиостадии также сильно варьирует в разные в годы, вплоть до того, что летом 2016 г. *Coleosporium* в данной стадии не был выявлен вообще. Наиболее стабильно телии образуются на марьяннике; и это единственное растение, где телии формировались в течение всего периода наблюдения. Одной из причин того, что на растениях редко формируется спороношение, является поражение гиперпаразитическим грибом рода *Ramularia*. Особо сильное поражение наблюдается на крестовнике, вплоть до того, что налет на листьях растения оказывается не оранжевого, а белого цвета. Это приводит не только к блокированию развития телиев, но и к угнетению урениниостадии, что видно на рис. 2 – развитие стадии II на данном хозяине характеризуется резким спадом в конце лета. Возможно, такое сильное поражение связано с условиями повышенной влажности в пойме и высокой плотностью произрастания растений. Тем не менее, данный гиперпаразит встречается на урениниях *C. tussilaginis* на разных растениях. На ржавчинных грибах описано три вида рода *Ramularia* (Bartkowska, 2007), в данном случае мы имеем дело с видом *Ramularia coleosporii* Sacc., характеризующимся обильным поверхностным мицелием и заметным обрастанием урениниоспор хозяина гифами паразита (рис. 3). После ревизии рода *Ramularia* данный вид был вынесен в отдельный монотипный род *Epicoleosporium ramularioides* Videira (Videira et al., 2016).

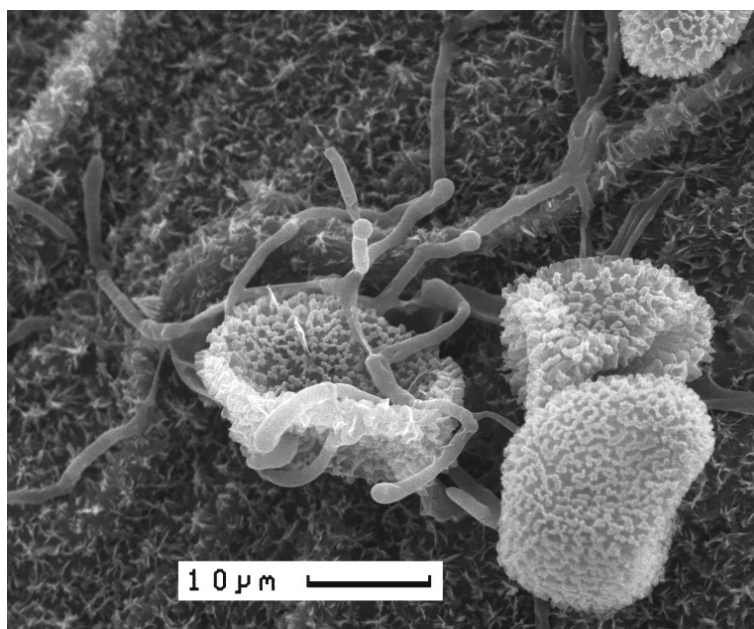


Рис. 3. Гифы *Epicoleosporium ramularioides* [= *Ramularia coleosporium*], обрастающие урениниоспору *Coleosporium tussilaginis* (на листе *Sonchus arvensis*); сканирующая электронная микроскопия

В связи с вышесказанным можно предположить, что весеннее заражение сосны в условиях ЗБС происходит с помощью базидиоспор, образующихся на телиоспорах, сформированных на марьяннике, а прочие ответвления пути развития факультативны. Тем самым, исходя из данных сезонных наблюдений, можно предположить, что мы действительно имеем дело с единственным видом *Coleosporium tussilaginis*, в цикле развития которого постоянно происходит смена трех различных хозяев: сосна, мать-и-мачеха, марьянник, а также формируются запасные варианты переключения жизненного цикла на другие виды растений, которые могут оказаться значимыми при изменении условий среды (рис. 4).

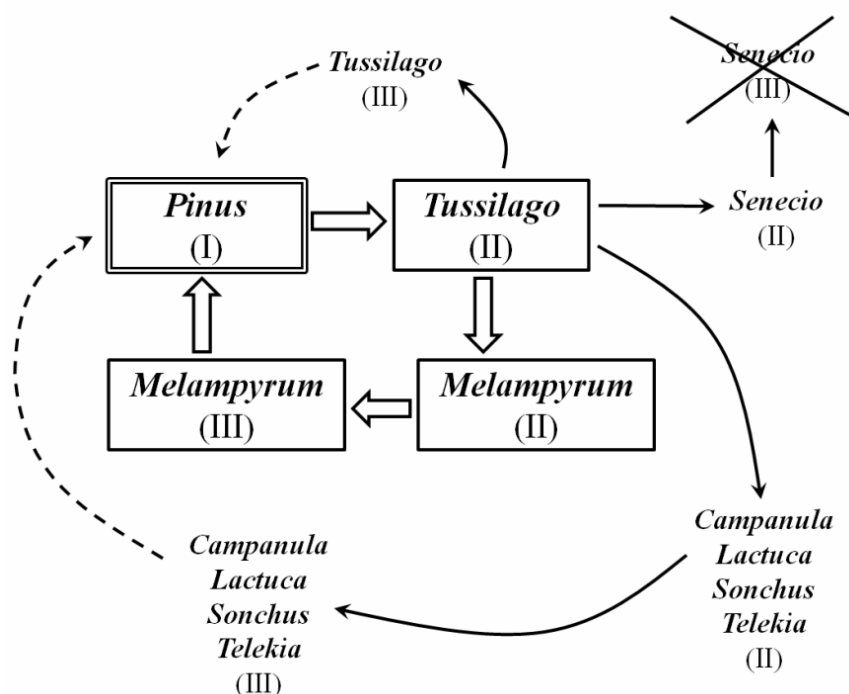


Рис. 4. Предполагаемая смена хозяев грибом *Coleosporium tussilaginis* на территории ЗБС МГУ. Прямоугольники и белые стрелки показывают основной цикл, сплошные черные стрелки – дополнительные пути цикла, пунктирные стрелки – факультативные пути цикла. Опущены стадии 0, IV и перезаражение на стадии II. Перечеркнутая стадия III на крестовнике отражает вероятную гибель данной стадии в текущих условиях

Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ (проект № 14-50-00029).

Литература

- Азбукина З. М. Ржавчинные грибы (Низшие растения, грибы и мохообразные Дальнего Востока России. Грибы; Т. 5). Владивосток: Дальнаука. 2005. 616 с.
- Благовецкая Е. Ю. Фитопатогенные микромицеты Звенигородской биологической станции имени С.Н. Скадовского // Вестник Московского Университета. Серия 16: Биология. 2014. 2: 42–45.
- Благовецкая Е. Ю. Проблемы изучения разнохозяинных ржавчинных грибов // Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике. Материалы Всероссийской конференции с международным участием. Москва, 18–22 апреля 2016 г. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2016. 31–32.
- Чураков Б. П., Чураков Д. Б. Лесная фитопатология. СПб., М., Краснодар: Лань. 2012. 448 с.
- Bartkowska A. Parasitism of rust fungi spores by *Ramularia* species // Phytopathol. Pol. 2007. 43: 61–67
- Cummins G. B., Hiratsuka Y. Illustrated genera of rust fungi. 3rd ed. St. Paul: APS Press. 2003. 225 p.
- Helfer S. *Coleosporium* in Europe // Mycotaxon. 2013. 124: 87–99.
- Termoshuizen A. J., Swertz C. A. Roesten van Nederland. Aad Termoshuizen. 2011. 423 p.
- Videira S. I. R., Groenewald J. Z., Braun U., Shin H. D., Crous P. W. All that glitters is not *Ramularia* // Studies in Mycology. 2016. 83: 49–163.

ЧУЖЕРОДНЫЕ МИКРОМИЦЕТЫ НА ДРЕВЕСНО-КУСТАРНИКОВЫХ РАСТЕНИЯХ В АРБОРЕТУМЕ ДОНЕЦКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

Бондаренко-Борисова И. В.¹, Булгаков Т. С.²

¹ Донецкий ботанический сад, ibb2009@yandex.ru

² ВНИИ цветоводства и субтропических культур, ascomycologist@yandex.ru

Ботанические сады, являясь центрами интродукции растений и местами обмена посадочным материалом из различных регионов земного шара, нередко оказываются центрами проникновения и распространения новых, ранее не отмечавшихся в данном регионе патогенов растений, в особенности грибов-микромикотомов. В настоящее время виды, появление и распространение которых на территории конкретного региона, страны или части света (Европы) в целом связано с деятельностью человека, принято именовать чужеродными («alien species»), а при внедрении в местные растительные сообщества – инвазивными видами («invasive species») (Виноградова, Майоров, Хорун, 2009).

В степной зоне Украины и Европейской России, где естественные леса являются экстраординарной растительностью, занимая обычно не более 2–3 % всей площади суши, а общая облесенность местности обычно не превышает 5 %, состояние как малочисленных естественных лесов, так и искусственных лесонасаждений вызывает серьезные опасения в связи с упомянутой проблемой. Анализ соответствующей фитопатологической и микологической литературы свидетельствует о непрерывном обнаружении новых, ранее не отмечаемых чужеродных видов фитопатогенных грибов-микромикотомов, а также о том, что темпы биологических инвазий на территории Большого Донбасса, включая Центральный Донбасс (Донецкая область и юг Луганской области) и Восточный Донбасс (запад Ростовской области) остаются значительными как для насекомых (Мартынов, Никулина, 2016), так и для грибов (Бондаренко-Борисова, Булгаков, 2016), что соответствует обстановке на территории Европейской России, Украины и Европы в целом (Desprez-Loustau, 2009).

Одним из наиболее неприятных сценариев является «встреча» вирулентного фитопатогена и восприимчивого растения, ранее не контактировавших в природе (Loo, 2009). Попадание чужеродного вирулентного фитопатогенного гриба на восприимчивые растения может привести катастрофической эпифитотии, к угнетению и гибели как культивируемых, так и аборигенных растений. Особенно высокой является угроза натурализации чужеродных грибных фитопатогенов на древесных растениях-эпифитаторах, поскольку следствием его может стать массовая гибель или значительное ослабление поражаемых фитопатогеном пород. Именно это произошло во многих местах при развитии панфитотий голландской болезни вязов (*Ophiostoma ulmi* (Buisman) Nannf. и *O. novo-ulmi* Brasier) и крифонектриевого некроза каштанов (*Cryphonectria parasitica* (Murrill) M. E. Barr) в Европе и Северной Америке в XX веке (Desprez-Loustau, 2009; Loo, 2009), а также эпифитотий фитопфтороза ольхи (*Phytophthora alni* Brasier & S. A. Kirk) на рубеже XX и XIX веков в Западной Европе (Гниненко, 2008) и вспышки халарового некроза ясеней (*Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski) Baral, Queloz & Hosoya) в Центральной и Восточной Европе в последние десятилетия (Мусолин и др., 2014). Даже если новый фитопатоген не вызывает немедленной гибели зараженных растений, создаваемая им фитопатогенная нагрузка может привести к долговременному ослаблению древесных растений-хозяев, значительно снизить их продуктивность, ухудшить возобновление и в конечном счете способствовать выпадению поражаемого вида растения из природных сообществ или привести к существенному сокращению его присутствия (Loo, 2009).

Мониторинг видового состава фитопатогенных грибов на юге Европейской России свидетельствует о проникновении и распространении новых видов грибов, в особенности мучнисторосяных (Erysiphales, Erysiphaceae). Так, за последние 15 лет на территории западной части Ростовской области было обнаружено 10 новых видов мучнисторосяных грибов, которые ранее достоверно не отмечались на ее территории и распространились в 2002–2017 гг. практически «на глазах исследователей» (Русанов, Булгаков, 2008; Ребриев и др., 2012). В настоящее время все они также отмечены и в Донецкой области (Бондаренко-Борисова, Булгаков, 2016). Основными макрорегионами происхождения этих чужеродных грибов являются Восточная Азия (Китай) и Северная Америка (США) (Булгаков, 2007а, 2008; Булгаков, Бондаренко-Борисова, 2017).

На протяжении последних лет в arboretume Донецкого ботанического сада (ДБС) и в насаждениях г. Донецка нами проводился мониторинг фитопатогенной микобиоты с целью выявления чужеродных видов грибов-микромикетов на аборигенных и чужеродных (интродуцентах и инвазивных видах) древесно-кустарниковых растениях и оценки их реальной и потенциальной вредности. К настоящему времени по итогам этих исследований на территории Донецкого ботанического сада выявлено 125 видов фитопатогенных микромикетов (включая также 2 разновидности), которые можно с полной уверенностью относить к числу чужеродных для Донбасса. Выявленные чужеродные виды распределяются по 68 родам, 36 семействам, 16 порядкам, 5 классам и 2 отделам (Ascomycota и Basidiomycota) царства Настоящие Грибы (Fungi); грибоподобные организмы группы Chromista (Oomycota, Oomycetes, Peronosporales, Peronosporaceae), которых мы также рассматриваем как грибы «в широком понимании», представлены единственным видом *Plasmopara viticola* – возбудителем ложной мучнистой росы винограда. Подавляющее большинство видов приходится на отдел Ascomycota (116 видов) и три его крупнейших класса: Dothideomycetes (53 вида), Leotiomycetes (29 видов) и Sordariomycetes (31 вид). Таким образом, показано, что чужеродные фитопатогенные грибы на древесных растениях не обнаруживают принадлежности к каким-то отдельным таксонам, а распределяются среди тех же классов, порядков и семейств, что и аборигенные грибы.

Как и ожидалось, наибольшее количество чужеродных фитопатогенных грибов отмечено на наиболее широко распространенных культурных растениях, каких, как виды *Prunus* и таких давно натурализовавшихся растениях-агрофитах, как *Acer negundo* L., *Morus alba* L., *Ulmus pumila* L. и др. (Остапко, Еременко, 2010). Основными макрорегионами происхождения чужеродных грибов являются Средиземноморье (около 35 %), Северная Америка (около 30 %) и Восточная Азия (около 20 %). 116 видов (93 %) отмечены исключительно на чужеродных (интродуцированных и инвазивных) древесных растениях, и только 9 чужеродных видов (7 %) регулярно встречаются и на аборигенных растениях. При этом 4 вида из них отмечены в естественных лесах Донбасса: 1) *Erysiphe alphitoides* (Griffon & Maubl.) U. Braun & S. Takam. на *Quercus robur* L., 2) *E. salmonii* Syd. & P. Syd. на *Fraxinus excelsior* L. (отмечен и на *F. pennsylvanica* Marshall), 3) *Blumeriella jaapii* (Rehm) Arx [= *Coccomyces hiemalis* B. B. Higgins] на *Prunus fruticosa* L. (обычен на *Prunus avium* (L.) L., *P. cerasus* L., *P. mahaleb* L. и *P. padus* L. s. l.), 4) *Ophiostoma ulmi* (Buisman) Nannf. на *Ulmus glabra* Huds. и *U. laevis* Pall., и 5) *O. novo-ulmi* Brasier на *U. minor* Mill. и *U. pumila* L. Еще 5 чужеродных видов – *Thyrostroma compactum* (Sacc.) Höhn. var. *tiliae* (Sacc.) Höhn. на *Tilia cordata* Mill. и 4 вида мучнисторосеяных грибов: *Erysiphe corylacearum* U. Braun & S. Takam. на *Corylus avellana* L., *E. kenjiana* (Hom.) Braun & Takam. на *U. laevis* Pall. и *U. minor* Mill., *E. syringae* Schwein. и *E. syringae-japonicae* (U. Braun) U. Braun & S. Takam. на *Ligustrum vulgare* L. – хотя и были найдены на аборигенных для Донбасса растениях, но только в культуре в пределах городской агломерации Донецка. В естественных лесах и лесопосадках за пределами городов данные чужеродные грибы к настоящему времени не отмечены, хотя нельзя исключать их проникновение туда в будущем.

Необходимо отметить первые для региона находки таких изначально восточноазиатских видов мучнисторосеяных грибов, как *E. salmonii* на ясенях и *E. corylacearum* на лещинах. *E. salmonii* был впервые отмечен в Донецкой (г. Донецк) и Ростовской области (г. Ростов-на-Дону) в 2013 г. в конидиальной стадии и в течение 2013–2017 г. продолжал распространяться в лесопосадках и лесах региона; его сумчатая стадия впервые была найдена в обоих регионах только в 2017 г. Ранее этот восточноазиатский гриб был обнаружен в Киеве (Heluta, Takamatsu, Siahaan, 2017) и, по всей видимости, Москве, где он был указан под названием *Erysiphe fraxinicola* U. Braun & S. Takam. (Мухина, Серая, Каштанова, 2015). *E. corylacearum* впервые отмечен в Донецке в 2015 г., а в 2017 г. найден сразу в нескольких городах западной части Ростовской области. Ранее в Европейской России и Украине этот вид не отмечался, как и в Европе в целом, однако в 2013 г. он был найден в Турции (Sezer et al., 2017), а затем обнаружен Т. С. Булгаковым в Краснодарском крае (Сочи, 2014 г.) и в Крыму (Бахчисарайский р-н, 2016 г.), откуда, по всей видимости, и распространился на территорию Донбасса. Интересны также находки ранее описанных из Ростовской области новых и ассоциированных с чужеродными растениями грибов, как *Camarosporidiella elaeagnicola* Wanas., Bulgakov & K. D. Hyde, *C. laburni* (Pers.) Wanas., Bulgakov, Camporesi & K. D. Hyde, *C. mackenziei* Wanas., Bulgakov & K. D. Hyde, *C. moricola* (Chethana, Bulgakov & K. D. Hyde)

Wanas. & K. D. Hyde (Wanasinghe et al., 2017), *Colletotrichum quinquefoliae* Jayaward., Bulgakov & K. D. Hyde (Li et al., 2016), *Phaeobotryon negundinis* Daranagama, Bulgakov & K. D. Hyde (Daranagama et al., 2016), *Seimatosporium physocarp* Norphanph., Bulgakov & K. D. Hyde (Norphanphoun et al., 2015).

К числу видов, появление которых в Донбассе (и в арбортеуме ДБС, в частности) в ближайшее время весьма вероятно, следует отнести возбудителя халарового некроза ясеней – *Hymenoscyphus fraxineus* (Т. Kowalski) Baral, Queloz & Hosoya, уже отмеченного в Харьковской области Украины (Мешкова, Борисова, 2017) и Воронежской области России (Колганихина, 2016), а также возбудителей американской и азиатской бурой плодовой гнили – соответственно *Monilinia fructicola* (G. Winter) Honey и *M. polystroma* (G. Leeuwen) L. M. Kohn, уже отмеченных во многих странах Южной и Восточной Европы и наносящих немалый ущерб садам (Vasic et al., 2012; Martini et al., 2015). Существует теоретическая возможность появления в будущем в регионе возбудителя сосудистого микоза дубов (*Ceratocystis fagacearum* (Bretz) J. Hunt.) и возбудителя стволового рака кленов (*Eutypella parasitica* R.W. Davidson & R. C. Lorenz.), известных на территории Центральной Европы (Desprez-Loustau, 2009). Также высока вероятность обнаружения в насаждениях ДБС и на сопредельных территориях вредоносного вида *Dothistroma pini* Hulbary – возбудителя красной пятнистости сосен, уже отмеченного в Ростовской и Луганской областях (Булгаков, 2007; Мусолин и др., 2014). Вышеназванные грибы в будущем могут представлять серьезную угрозу для аборигенных и интродуцированных древесных растений Донбасса.

Для оценки фитосанитарного риска найденных и «потенциальных/ожидаемых» чужеродных видов фитопатогенных грибов потребуются дальнейшая оценка их эколого-биологических особенностей в Донбассе, и по ее итогам может быть принято решение о карантинном статусе того или иного чужеродного вида и о его фитосанитарном значении. Предварительные данные свидетельствуют о том, что для подавляющего числа выявленных видов характерна умеренная вредоносность даже при широком распространении. Тем не менее, некоторые выявленные фитопатогенные грибы способны серьезно снижать декоративность, урожайность и в целом ухудшать состояние древесных растений.

Литература

Бондаренко-Борисова И. В., Булгаков Т. С. Современные сведения о мучнисторосяных грибах, поражающих древесные растения в условиях Северного Приазовья (Донецкая и Ростовская обл.) // Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: Матер. Всеросс. конф. с межд. участием (Москва, 18–22 апреля 2016 г.). Красноярск: ИЛ СО РАН, 2016. С. 37–38.

Булгаков Т. С. Дотистромоз – новое опасное заболевание сосны крымской на юге России // Актуальные проблемы лесного комплекса.: сб. научн. тр. междунар. науч.-техн. конф. «Лес–2007». Вып. 17. Брянск: БГИТА, 2007. С. 109–113.

Виноградова Ю. К. Майоров С. Р., Хорун Л. В. Черная книга флоры Средней России. Москва: ГЕОС, 2009. 494 с.

Колганихина Г. Б. *Hymenoscyphus fraxineus* как объект фитопатологического мониторинга в Теллермановском опытном лесничестве // IX Чтения памяти О. А. Катаева. Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах: Матер. междунар. конф. (Санкт-Петербург, 23–25 ноября 2016 г.) / под ред. Д. Л. Мусолина и А. В. Селиховкина. СПб.: СПбГЛТУ, 2016. С. 50.

Мартынов В. В., Никулина Т. В. Новые инвазивные насекомые-фитофаги в лесах и искусственных лесонасаждениях Донбасса // Кавказский энтомол. бюллетень. 2016. Т. 12, вып. 1. С. 41–51.

Мешкова В. Л., Борисова В. Л. Санитарное состояние ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) в лесах лесостепной части Харьковской области Украины. Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2017. Вып. 220. С. 140–154.

Мусолин Д. Л., Булгаков Т. С., Селиховкин А. В., Адамсон Р., Дренкхан Р., Васайтис Р. *Dothistroma septosporum*, *D. pini* и *Hymenoscyphus pseudoalbidus* (Ascomycota) – патогены древесных растений, вызывающие серьезную озабоченность в Европе // VIII чтения памяти О. А. Катаева. Вредители и болезни древесных растений: Матер. междунар. конф. (СПб., 18–20 ноября 2014 г.). СПб.: СПбГЛТУ, 2014. С. 54–55.

Мухина Л. Н., Серая Л. Г., Каишанова О. А. Мониторинг энтомо-фитопатологического состояния древесных растений Главного ботанического сада РАН // Лесохозяйственная информация. 2015. № 2. С. 57–64.

Остапко В. М., Еременко Ю. А. Конспект адвентивной фракции дендрофлоры юго-востока Украины // Промышленная ботаника, 2010. Вып. 5. С. 42–48.

Ребриев Ю. А., Русанов В. А., Булгаков Т. С., Светашева Т. Ю., Змитрович И. В., Попов Е. С. Микобиота аридных территорий юго-запада России. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮФУ, 2012. 88 с.

Русанов В. А., Булгаков Т. С. Мучнисторосые грибы Ростовской области // Микология и фитопатология. 2008. Т. 42, вып. 4. С. 314–322.

Daranagama D. A., Thambugala K. M., Campino B., Alves A., Bulgakov T. S., Phillips A. J., Liu X. Z., Hyde K. D. *Phaeobotryon negundinis* sp. nov. (Botryosphaerales) from Russia // Mycosphere. 2016. Vol. 7, № 7. P. 933–941.

Desprez-Loustau M.-L. Alien Fungi of Europe // Handbook of Alien Species in Europe // Invading Nature- Springer Series in Invasion Ecology. Springer Science + Business Media B.V., 2009. Vol. 3. P. 15–28.

Heluta V. P., Takamatsu S., Siahaan S.A.S. *Erysiphe salmonii* (Erysiphales, Ascomycota), another East Asian powdery mildew fungus introduced to Ukraine // Ukrainian Botanical Journal. 2017. Vol. 74, № 3. P. 212–219.

Li G. J., Hyde K. D., Zhao R. L., Hongsanan S., Abdel-Aziz F. A., Abdel-Wahab M. A., Alvarado P., Alves-Silva G., Ammirati J.F., Ariyawansa H.A. et al. Fungal diversity notes 253–366: taxonomic and phylogenetic contributions to fungal taxa // Fungal Diversity. 2016. Vol. 78. P. 1–237.

Loo J. A. Ecological impacts of non-indigenous invasive fungi as forest pathogens // Biological Invasions. 2009. Vol. 11, № 1. P. 81–96.

Martini C., Di Francesco A., Lantos A., Mari M. First Report of Asiatic brown rot (*Monilinia polystroma*) and brown rot (*Monilinia fructicola*) on pears in Italy // Plant Diseases. 2015. Vol. 99. P. 556.

Norphanphoun C., Maharachchikumbura S.S.N., Daranagama D. A., Bulgakov T. S., Bhat D. J., Bahkali A. H., and Hyde K. D. Towards a backbone tree for *Seimatosporium*, with *S. physocarpi* sp. nov. // Mycosphere. 2015. Vol. 6, № 3. P. 385–400.

Sezer A., Dolar F. S., Lucas S. J., Köse Ç., Gümüş, E. First report of the recently introduced, destructive powdery mildew *Erysiphe corylacearum* on hazelnut in Turkey. Phytoparasitica. 2017. Vol. 45, № 4. P. 577–581.

Vasic M., Duduk N., Ivanovic M. M., Obradovic A., Ivanovic M. S. 2012. First Report of Brown Rot Caused by *Monilinia fructicola* on Stored Apple in Serbia // Plant Disease. Vol. 96. P. 456.

Wanasinghe D. N., Hyde K. D., Jeewon R. et al. Phylogenetic revision of *Camarosporium* (Pleosporineae, Dothideomycetes) and allied genera // Studies in Mycology. 2017. Vol. 87. P. 207–256.

ЛЕСОХОЗЯЙСТВЕННЫЕ ПРАВИЛА И РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ОГРАНИЧЕНИЮ РАСПРОСТРАНЕНИЯ КОРНЕВОЙ ГУБКИ В ЛЕСАХ ЛИТВЫ

Василяускас А. П.

Институт леса Центра аграрных и лесных наук, m.apsauga@mi.lt

SILVICULTURAL JURISTICAL ACTS AND RECOMENDATION FOR CONTROLLING THE MASSIVE SPREADING ROOT ROT IN FORESTS LITHUANIA

Vasiliauskas A. P.

Institute of Forestry Lithuanian Research Centre for Agriculture and Forestry

This article describes the main symptoms of damaged pine and Norway spruce stands to root rot (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.). As well as the requirements of legal acts in force in Lithuania that limited the spread of the disease caused by this fungus in new artificially established stands of Norway spruce and pine.

Две самостоятельные интерстерильные группы корневой губки (*Heterobasidion annosum*) – сосновая (Р) и еловая (S) в лесах Литвы впервые были описаны в 1992 г. (Korhonen и др., 1992). Характер развития этих форм гриба на разных породах древесных растений неодинаков.

Сосновая форма корневой губки является наиболее агрессивной, она может поражать не только сосну, а также ель и некоторые лиственные породы (березу, осину и др.). На сосне и лиственных породах этот гриб поражает только корни растущих деревьев и гниль в ствол зараженного дерева поднимается на высоту до 0,3 м.

Сосновая форма (Р) корневой губки в Литве встречается почти во всех лесорастительных условиях сосновых насаждений, за исключением сосняков сфагновых. Наибольший хозяйственный вред этот гриб причиняет сосновым культурам, произрастающим в условиях свежего бора (А₂) и свежей субори (В₂). Преимущественно поражаются чистые сосновые культуры, произрастающие на бывших сельскохозяйственных угодьях, пустырях и рекультивируемых землях.

При поражении значительной части корней у зараженных деревьев обнаруживаются первые внешние признаки ослабления. Прежде всего, они проявляются в снижении ростовых процессов по высоте и диаметру ствола и более слабом развитии ассимиляционного аппарата. В результате дальнейшего отмирания корней крона становится изреженной, опадает значительная часть 2–3-летней хвои, хвоя текущего года формируется укороченной и в виде небольших пучков. Такие деревья сильно отстают в росте, часто заселяются стволовыми вредителями и отмирают.

Еловая форма (S) корневой губки в лесах Литвы поражает преимущественно ель. Гниль, вызываемая этим грибом, встречается повсеместно и причиняет существенный вред насаждениям как естественного, так и искусственного происхождения. Установлено, что в чистых еловых культурах, особенно заложенных на почвах сельхозугодий, развитие комлевой гнили происходит более интенсивно, чем в ельниках естественного происхождения того же возраста (Василяускас, Гапшите, 2005). В ельниках в возрасте до 20 лет деревья, пораженные корневой губкой, встречаются единично. С возрастом насаждений распространенность гриба увеличивается. Эта закономерность наблюдается в ельниках различного смещения и разной полноты.

В зараженных ельниках отсутствуют четко выраженные очаги отмирающих деревьев. Гниль еловой корневой губки развивается по типу ядровых гнилей, загниванию подвергается центральная часть скелетных корней и ствола, что позволяет зараженным деревьям длительное время расти без внешних признаков ослабления и угнетения. При длительном развитии гриба гниль из корней переходит в комлевую часть дерева, распространяясь вверх по стволу на высоту до 4–6 метров, а в отдельных случаях до 10 метров и больше. Главным критерием пораженности ельников корневой губкой (по нашему мнению) является наличие ветровальных деревьев и пней с ядровой гнилью.

Учет и оценка поражения насаждений корневой губкой (без деления ее на отдельные формы) и всевозможные меры борьбы с ней широко освещены во многих инструкциях, рекомендациях и в других печатных материалах. К этому числу относятся и наши литовские «Рекомендации по ограничению распространения корневой губки в хвойных насаждениях и созданию лесных культур на почвах сельхозугодий» (Rekomendacijos..., 2008). В них на базе широко известных данных и собственных исследований по внешним признакам выделены и описаны три степени расстройности насаждений: слабая, средняя и сильная. В зависимости от степени расстройности насаждений предложены лесохозяйственные мероприятия по их оздоровлению и ограничению дальнейшего распространения болезни. Там же описаны конкретные требования, которые необходимо соблюдать при закладке лесных культур на зараженных гнилью лесосеках, пустырях и почвах, вышедших из-под сельхозпользования.

С целью безусловного выполнения основных, и на наш взгляд, наиболее эффективных мероприятий по ограничению распространения болезни, изложенных в наших рекомендациях они включены в действующие правила и наставления. В частности в «Наставлении по лесовосстановлению и искусственному лесоразведению» (Miško atkūrimo..., 2008) указано при облесении очагов корневой губки в сосняках использовать только лиственные породы; на еловых лесосеках, в которых количество пораженных гнилью пней превышает более 40 %, в создаваемых лесных культурах доля лиственных пород должна составлять не менее 50 %.

Аналогичные требования с целью ограничения возникновения новых очагов корневой губки включены и в «Санитарных правилах лесозащиты» (Miško sanitarinės..., 2005).

Кроме того, в них указано при проведении рубок ухода в чистых молодняках и средневозрастных хвойных насаждениях (сосны и ели), произрастающих на пустырях и почвах сельхозугодий, пока не имеющих признаков поражения корневой губкой, после вырубki деревьев при температуре воздуха выше 0 °C, поверхность пней вырубленных хвойных деревьев в обязательном порядке в течении того же дня покрывать препаратами, задерживающими рост и развитие корневой губки. Упомянутые требования, изложенные в отмеченных правилах и наставлениях, в одинаковой степени требуются соблюдать как в государственных, так и в частных лесах Республики. Строгий контроль за их соблюдением ведет самостоятельная институтция – «Государственная служба лесов» (Valstybinė miškų tarnyba). Нарушители этих требований – владельцы государственных и частных лесов привлекаются к служебной и административной ответственности.

Строгое соблюдение указанных правил и наставлений, на наш взгляд, является наиболее конкретными, легко доступными и наиболее эффективными средствами, позволяющими в значительной степени избегать возникновения новых очагов и дальнейшего массового распространения болезни.

Литература

Василиускас А., Ганишуте А. Встречаемость гриба *Heterobasidion annosum* (Fr.) Karst. в еловых насаждениях, созданных на сплошных лесосеках ели и на почвах сельхозугодий // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Матер. 6-й Междунар. конф., 18–22 сентября 2005 года). Москва – Петрозаводск, 2005. С. 50–53.

Федоров Н. И. Лесная фитопатология. Минск БГТУ, 2004. 462 с.

Korhonen K., Bobko J., Hanso S., Piri T., Vasiliauskas A. Intersterility groups of *Heterobasidion annosum* in some spruce and pine stands in Byelorussia, Lithuania and Estonia. European Journal of Forest Pathology. 1992. № 22. P. 384-391.

Miško atkūrimo ir įveisimo nuostatai. Patvirtinti Lietuvos Respublikos aplinkos ministro 2008 m. balandžio 14 d. įsakymu Nr. DY-199.

Miško sanitarinės apsaugos taisyklės. Patvirtintos Lietuvos Respublikos aplinkos ministro 2007 m. balandžio 11 d. įsakymu Nr. DY-204.

Rekomendacijos šakninės pinties plitimui apriboti spygliuočių medynuose ir miško įveisimui žemės ūkio naudmenose. Vilnius. 2008. 16 c.

ТРУТОВЫЕ И КОРТИЦИОИДНЫЕ ГРИБЫ ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОГО ЗАПОВЕДНИКА: РАЗНООБРАЗИЕ, ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ, ЭКОЛОГО-ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ В ЛЕСАХ ВТОРИЧНЫХ СУКЦЕССИЯХ И ЕЛЬНИКАХ

Винер И. А., Кураков А. В.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
viner.ilya@gmail.com, kurakov57@mail.ru

Введение. Ксилобионтные (трутовые и кортициоидные) грибы играют ведущую роль в разложении древесных остатков. При их разложении образуются минеральные и легкодоступные соединения для питания растений, поддерживается баланс органических веществ в лесных почвах. Это разнообразные по таксономической принадлежности и трофической специализации организмы (Cooke, 1980; Stokland et al., 2013). Древоразрушающие грибы чувствительны к характеру ведения лесного хозяйства. Интенсивное ведение лесозаготовок, изъятие из биогеоценоза древесных остатков значительно снижает разнообразие ксилобионтных грибов. Это происходит как вследствие прямого уменьшения объема и разнообразия доступного субстрата, так и благодаря изменениям микроклиматических условий в биогеоценозах (Юпина, 1987; Бондарцева и др., 1994; Küffer, Senn-Irlet, 2005). Фрагментация лесных массивов вследствие рубок или иных техногенных и природных воздействий сказывается на грибном сообществе не затронутых ими соседних участках леса (Стороженко и др., 1992; Heilmann-Clausen, Christensen, 2003). В первую очередь это сказывается на видах, у которых споры распространяются на небольшие расстояния. Оценить или исключить влияние многих факторов в регионах с нарушенными лесами сложно. Поэтому особое значение имеет изучение сообществ трутовых и кортициоидных грибов на Центральном-Лесном Государственном Природном Биосферном Заповеднике (ЦЛГБЗ). На его территории, в центральной части Русской равнины, сохранились девственные еловые сообщества на границе зоны смешанных лесов и южной тайги. Южнотаежные ельники, смешанные леса на месте вывалов, пожаров, зарастания лугов и вырубок, сосняки и ольшаники на заболоченных и пойменных территориях представляют лесные экосистемы заповедника (Смирнова, Шапошников, 1999). Это позволило не только охарактеризовать состав этих грибов в разнообразных лесах, в условиях эталонных вторичных сукцессий по заброшенным агроугодьям и ветровалам, когда на формирование их сообществ не влияли такие факторы как хозяйственная деятельность и фрагментация лесного массива из-за рубок.

Целью исследования было охарактеризовать разнообразие, таксономическую и эколого-трофическую структуру трутовых и кортициоидных грибов в лесных биогеоценозах, распространенных в южнотаежной зоне Европейской части России.

Материалы и методы. Сбор плодовых тел трутовых и кортициоидных грибов проводили в течение полевых сезонов 2009–2016 годов в южном лесничестве ЦЛГБЗ (Нелидовский район, Тверская область). Были выбраны площадки (каждая примерно по 1 гектару), представляющие

собой фитоценозы вторичной сукцессии на месте сельхозугодий: 1) зарастающий около 25 лет лес (береза, ольха, ива, ель), ранее был длительно косимым лугом, 2) смешанный лес (береза, ольха, ель, клен), возраст которого 60–70 лет (ранее на этом месте было поле, затем луг) и 3) зрелый ельник – кисличник (возраст не менее 110–120 лет) и на ветровальных участках разного возраста: 4) смешанный лес по ветровалу 1996 года, ельники – по ветровалам 1987 и 1960 годов и зрелый ельник зеленомошник с примесью осины по ветровалу 1900-х годов.

Молодой и средневозрастный смешанные леса и зрелый ельник неморальный кисличный представляют последовательный ряд типичной вторичной сукцессии по залежам в южной тайге на суглинистых почвах (Кураков и др., 2017). В сукцессионном ряду постепенно возрастает роль ели (*Picea abies*), увеличиваются запасы ее древесины и валежа, количество крупноразмерного и сильно разложившегося валежа. Растет видовое богатство подроста и подлеска, древостоя, достигая максимального разнообразия в средневозрастном лесу, меняется его состав. В подлеске молодого смешанного леса присутствуют светолюбивые виды ив (*Salix myrsinifolia*, *S. aurita*). Под пологом средневозрастного смешанного леса, он представлен преимущественно ольхой серой (*Alnus incana*), черемухой обыкновенной (*Padus avium*), кроме того, здесь значительна численность рябины (*Sorbus aucuparia*). С невысоким участием присутствует комплекс типичных лесных кустарников (*Corylus avellana*, *Viburnum opulus*, *Lonicera xylosteum* и др.). В зрелом неморально-кисличном ельнике подлесок сформирован из типичных лесных видов (*Sorbus aucuparia*, *Lonicera xylosteum*, *Daphne mezereum* и ряда других). Молодой лес и зрелый ельник имеют близкое видовое богатство травяно-кустарничкового яруса, 36 и 34 вида, соответственно, но их состав сильно различается. Высокое разнообразие растений этого яруса в молодом лесу обусловлено сосуществованием луговых, опушечных и лесных видов. Число видов травяно-кустарничкового яруса в средневозрастном смешанном лесу снижается до 20. Травяно-кустарничковый ярус ельника имеет высокое видовое богатство благодаря большому разнообразию неморальных и бореальных видов. Видовое богатство древесных пород и древостоя меняется иным образом, достигает максимальных значений в средневозрастном смешанном лесу (12 и 6 видов) и затем немного уменьшается в ельнике (10 и 3 видов, соответственно). Общее число видов растений снижается при переходе от молодого леса (43) к 70-летнему смешанному лесу (32 вида) и снова увеличивается в 110-летнем ельнике неморально-кисличном (44 вида).

В каждом типе леса обследовали валеж, чья длина превышала 1 м и 5 см в диаметре, живые и сухостойные деревья на присутствие ксилобионтных грибов с трутовыми и кортициодными базидиомами. Встречаемость видов оценивали по четырехбалльной шкале, где 0 – отсутствие вида, 1 балл – от 1 до 3 обнаружений плодовых тел, 2 балла – от 4 до 6 и 3 балла – более 6 обнаружений плодовых тел на площадке. Плодовые тела, определение которых вызывало затруднение в полевых условиях, были собраны для последующей идентификации с использованием светового микроскопа и приготовлением препаратов с 5 % КОН, реактивом Мельцера (IKI) и красителем хлопковым голубым (СВ). Образцы плодовых тел размещены в фунгарии кружка юных натуралистов Зоомузея МГУ имени М. В. Ломоносова. Таксономическая номенклатура грибов дана согласно публичной базе данных «Index fungorum», за исключением родов *Phellinus*, *Hyphodontia*, *Hyphoderma* и *Postia*, которые приведены в их консервативном понимании крупных таксонов. Полноту выявления видов трутовых и кортициодных грибов определяли на основе расчета коэффициента Тюринга, указывающего на то, какой процент видов, обитающих на данной территории, был найден исследователем (Леонтьев, 2008).

Результаты и обсуждение. В лесных ценозах Центрально-Лесного заповедника выявлено 263 вида трутовых и кортициодных грибов, из них 114 трутовых, 142 кортициодных видов, 2 дакримицета и 5 видов дрожалковых грибов. 103 вида из них являются новыми для заповедника, а два кортициодных вида – *Tubulicrinopsis ellipsospora* Kotir., Hjortstam & M. Kulju и *Basidiodendron radians* (Rick) P. Roberts впервые обнаружены в РФ. Полноту выявленного видового богатства этих грибов отражает значение коэффициента Тюринга 0,68, которое указывает, что разнообразие трутовых и кортициодных грибов на этой территории составляет приблизительно 385–390 видов.

263 вида трутовых и кортициодных грибов, обнаруженных в лесах заповедника, относятся к 114 родам, 48 семействам, 14 порядкам и 3 классам отдела *Basidiomycota*. Лидирующее положение по видовому богатству занимают порядки *Polyporales* – 118 и *Hymenochetales* – 51 вид, что составляет, соответственно, 45 % и 19 % от общего числа выявленных в ЦЛГЗ видов. Значительный

вклад вносят представители *Russulales* (22 вида, 8,3 % от общего числа), *Cantharellales* (18 видов, 6,8 %). К этим четырем порядкам относится 209 видов (79,5 % от общего числа). Меньшим числом видов представлены порядки *Atheliales* (10), *Auriculariales* (9), *Amylocorticiales* (7), *Boletales* (7), *Trechisporales* (6), *Corticiales* (3), *Gloeophyllales* (3), и доля каждого из них в общем числе видов лежит в диапазоне 1,1–3,8 %. Низкая видовая насыщенность этих порядков обусловлена и тем, что к ним, как известно, относится сравнительно небольшое число видов. К родам с высокой видовой насыщенностью относятся *Hyphodontia* и *Phellinus*, к которым отнесено по 13 видов, а также рода *Postia* и *Botryobasidium*, с 12 и 10 видами. Их вклад в общее видовое разнообразие составляет 18 %. 63 рода содержат по одному виду, что суммарно достигает 24 % от общего числа. Среднее значение коэффициента видовой насыщенности родов трутовых и кортициоидных грибов в ЦЛГЗ составляет 2,3, что в целом соответствует работам, проведенным в других регионах.

На хвойных породах обнаружено 108 видов, на лиственных – 116, на обоих типах субстрата – 39 видов трутовых и кортициоидных грибов. С елью было ассоциировано наибольшее число видов, что ожидаемо для темнохвойной тайги с преобладанием ельников. Подавляющее большинство видов (233 вида или 88,6 %) трутовых и кортициоидных грибов, выявленных в заповеднике, принадлежат к сапротрофам на древесине. Паразитов среди них выявлено немного – 19 видов, 17 из них факультативными паразитами. К данной группе относятся *Chondrostereum purpureum*, *Heterobasidion annosum*, *H. parviporum*, *Oxyporus populinus*, *Piptoporus betulinus*, многие виды рода *Phellinus*. Опасные патогены древесных растений, такие как представители рода *Heterobasidion*, встречались на лиственных деревьях и елях во всех типах леса, кроме самого молодого смешанного леса. Обнаруживали их редко, что свидетельствует об устойчивости, как зрелых ельников, так и смешанных лесов заповедника к поражению корневой губкой и другими паразитами древесных пород. Микоризообразователи из афиллофороидных грибов, такие как *Hyphoderma argillaceum*, родов *Piloderma*, *Tylospora* и ряда других были обнаружены во всех типах леса. Значительно разнообразнее их состав в зрелых типах леса, доля микоризообразующих видов в них не опускается ниже 6,4 %, а в смешанном средневозрастном и молодом лесу – 3,9 и 2 %, соответственно. В особую группу объединяют виды, называемые последователями, которые приурочены к древесине, ранее колонизированной строго определенными видами грибов предшественников (Niemelä et al., 1995). Виды-последователи могут быть не только сапротрофами (ксилотрофами), но и факультативными паразитами грибов. Из трутовых грибов в лесных ценозах заповедника нами отмечено 12 видов-последователей – *Antrodiella citrinella*, *A. faginea*, *A. foliaceodentata*, *A. pallescens*, *A. romellii*, *Junghuhnia collabens*, *Pycnoporellus fulgens*, *Skeletocutis kuehneri*, *Gelatoporia pannocincta*, *Gloeoporus dichrous*, *Trechispora mollusca* и *Hericium corraloides*.

Грибы белой гнили преобладают (184 вида) среди трутовых и кортициоидных видов лесных ценозов заповедника, к бурогнильным видам относилось 49 видов. Выявлены различия в составе и числе видов, вызывающих белую и бурую гниль древесины, в фитоценозах сукцессии. Доля видов грибов, вызывающих бурую гниль выше в ельниках и фитоценозах на ветровалах (0,18–0,28), против 0,1 и 0,17 в молодом лесу и средневозрастном смешанном лесу, соответственно. Это согласуется с тем, что на хвойных породах выше доля видов, вызывающих бурую гниль, чем на лиственных деревьях. Доля микоризообразователей среди трутовых и кортициоидных видов также была выше в ельниках по агроудю и на ветровалах (0,06–0,09) против (0,02 и 0,04) в молодом и средневозрастном смешанном лесу, соответственно.

При сукцессии фитоценозов от зарастающих лугов через молодые и средневозрастные смешанные леса к зрелым ельникам происходит закономерная смена сообщества трутовых и кортициоидных грибов. Она выражается в снижении выраженного доминирования небольшого числа видов (*Botryobasidium subcoronatum*, *Chondrostereum purpureum*, *Daedaleopsis confragosa* и некоторых других), что наблюдается в молодом смешанном лесу, к росту числа видов. Ближе к климаксовой стадии наблюдается увеличение тех видов, которые приурочены к хвойным, старовозрастным и ненарушенным лесам, что обусловлено разнообразием и спецификой древесных субстратов и стабилизацией видовой структуры ельника-кисличника. Разнообразие трутовых и кортициоидных грибов последовательно увеличивается от молодого к средневозрастному смешанному лесу, а максимальных значений достигло в зрелых ельниках, сформировавшихся на агроудях, но еще более высокое их разнообразие в зрелых ельниках на ветровальных участках. Если в молодом

смешанном лесу по заброшенному лугу их было 50 видов, то в средневозрастном лесу возросло до 102 видов, а в ельниках и лесных ценозах на ветровалах же на порядок больше: от 107 до 160 видов. Максимальное богатство видов этой группы грибов, ключевых древоразрушающих организмов, в ельниках и ветровалах объясняется наличием большего количества разнообразного валежа, в том числе крупноразмерного, что не характерно для более ранних стадий сукцессии.

Литература

Бондарцева М. А., Лосицкая В. М., Свищ Л. Г. Влияние антропогенного фактора на распространение афиллофоровых грибов. Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Тез. докл. Всерос. конф. М, 1994. С. 10–11.

Кураков А. В., Винер И. А., Воронина Е. Ю., Благовещенская Е. Ю., Чередниченко О. В. Изменения в составе и разнообразии грибной биоты при вторичной постагрогенной сукцессии в подзоне южной тайги. В сборнике Вклад заповедной системы в сохранение биоразнообразия и устойчивое развитие: Мат-лы Всерос. науч. конференции (с междунар. участием), посвящ. 85-летию орг-ции Центрально-Лесного гос. природ. биосфер. зап-ка и 100-летию заповедной системы России, место издания ООО «Великолукская Городская Типография» Псковская обл., Великие Луки, 2017 С. 293–302.

Леонтьев Д. В. Флористический анализ в микологии : учеб. пособие. М-во образования и науки Украины. Харьков, 2008.

Смирнова О. В., Шапошников Е. С. Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия СПб.: РБО, 1999.

Стороженко В. Г., Бондарцева М. А., Соловьев В. А., Крутов В. И. Научные основы устойчивости лесов к древоразрушающим грибам. М.: Наука, 1992.

Юпина Г. А. Древоразрушающие грибы антропогенных территорий // Микология и фитопатология 1987. Т. 21, вып. 3. С. 224–225.

Cooke R. C., Whipps J. M. The evolution of modes of nutrition in fungi parasitic on terrestrial plants // Biological Reviews 1980. Vol. 55, no. 3. P. 341–362.

Heilmann-Clausen J., Christensen M. Fungal diversity on decaying beech logs-implications for sustainable forestry // Biodiversity & Conservation 2003. Vol. 12, no. 5. P. 953–973.

Küffer N., Senn-Irlet B. Influence of forest management on the species richness and composition of wood-inhabiting basidiomycetes in Swiss forests // Biodiversity & Conservation, 2005. Vol., 14 no. 10. P. 2419–2435.

Niemelä T., Renvall P., Penttilä R. Interactions of fungi at late stages of wood decomposition // Annales Botanici Fennici. 1995. P. 141–152.

Stokland J. N., Siitonen J., Jonsson B. G., Woodall C. W. Biodiversity in Dead Wood. Cambridge University Press, 2013.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ОБРАЗОВАНИЯ И РАЗВИТИЯ ЛОКАЛЬНЫХ ОЧАГОВ КОРНЕВОЙ ГУБКИ В СОСНОВЫХ НАСАЖДЕНИЯХ БЕЛАРУСИ

Волченкова Г. А., Звягинцев В. Б.

Белорусский государственный технологический университет, volchenkova@belstu.by

Антропогенная трансформация лесных биогеоценозов на фоне резких климатических изменений и увеличения интенсивности и частоты экстремальных погодных явлений оказывает мощное негативное воздействие на состояние лесных насаждений. В ослабленных древостоях активизируются патогенные организмы, среди которых наибольшую распространенность и вредоносность имеют возбудители пестрой ситовой гнили корней – грибы из рода *Heterobasidion* (корневая губка). В Беларуси ежегодно более 70 % общей площади очагов всех болезней и вредителей леса приходится на сосновые насаждения, пораженные корневой губкой (Звягинцев, Волченкова, 2014). Болезнь несет значимые экономические последствия не только в виде прямого ущерба лесному хозяйству, но и в качестве постоянного резервата популяций опасных стволовых вредителей сосны (Сазонов и др., 2017).

Отличительной особенностью поражения корневой губкой эксплуатируемых сосновых насаждений является куртинный или очаговый характер заболевания: формируются единичные группы из 3–5 усыхающих и усохших деревьев, которые со временем разрастаются, формируя локальные очаги усыхания. По мере распространения возбудителя локальные очаги сливаются, превращая насаждения в редины, и приводят к его гибели.

В настоящий момент существует два противоположных взгляда на пути первичного проникновения инфекции *H. annosum* в насаждения: классическая теория Ришбета (1951), объясняющая возникновение очагов корневой губки в результате попадания спор возбудителя на поверхности пней с последующим их прорастанием и распространением мицелия гриба по корневым системам; теория, связывающая появление очагов болезни с проникновением инфекции из почвы в мелкие всасывающие корешки деревьев при переходе *H. annosum* от сапротрофного к паразитическому образу жизни (Харченко Н. А., Харченко Н. Н., 2012). Однако, не смотря на то, что почва в сосновых культурах заражена патогеном не только в куртинах усыхания, но и в межочаговом пространстве (Острикова, Баранов, Пантелеев, 2011), а количество споровой инфекции в воздухе сосновых насаждений может достигать 450 млрд. на 1 га в год (Звягинцев, Волченкова, 2014), куртины усыхания формируются достаточно редко: их среднее количество в пораженных корневой губкой средневозрастных сосновых насаждениях составляет 3–5 шт. на 1 га.

Таким образом, ни одна из существующих теорий не дает полного объяснения механизмов возникновения и роста отдельно взятой куртины, или локального очага корневой губки в сосняках. На наш взгляд, изучение структуры локальных популяций *H. annosum* в куртинах усыхания сосны позволит приблизиться к пониманию этого практически важного вопроса.

Пространственную структуру локальных популяций *Heterobasidion annosum* изучали в шести действующих очагах усыхания в чистых сосняках искусственного происхождения различного возраста в филиале БГТУ «Негорельский учебно-опытный лесхоз» и ГОЛХУ «Осиповичский опытный лесхоз». На каждом опытном объекте определяли границы куртины усыхания деревьев (ареала локальной популяции патогена), местоположение каждого пня и дерева указывали на карте, отмечая категорию санитарного состояния. В границах исследуемой куртины усыхания, а также в соседних очагах и межочаговом пространстве отбирали плодовые тела патогена и образцы пораженной древесины, из которых были выделены чистые культуры грибов согласно общепринятым рекомендациям.

Среди многочисленных способов изучения популяционной структуры грибов наиболее простым и достаточно эффективным, является тест на вегетативную несовместимость изолятов. Известно, что у базидиальных макромицетов, образующих индивидуальный долгоживущий мицелий, границы которого можно установить молекулярными методами, выделяются индивидуумы или особи как самостоятельно существующие организмы (Дьяков, 2012). Проведение теста на вегетативную несовместимость позволяет установить генетические границы одной особи путем попарного скрещивания гетерокарионов *in vitro* на агаризованных питательных средах. Изоляты одной особи вегетативно совместимы, различных особей – несовместимы и при взаимодействии в чистой культуре проявляют характерные реакции антагонизма, наблюдаемые невооруженным глазом (Stenlid, 1985; Дьяков, Долгова, 1995).

Реакции взаимодействия колоний *H. annosum*, наблюдаемые нами в ходе проведения опыта, можно объединить в две группы. Первая группа характеризуется срастанием двух колоний с образованием единого мицелиального ковра. Этот тип реакции свидетельствует о совместимости взаимодействующих изолятов и их принадлежности к одной особи. Вторая группа включает реакции несовместимости, которые проявились в виде двух основных типов взаимодействия: образования плотного валика мицелия на границе колоний или наличие зоны отсутствия роста мицелия в виде просвета между колониями. В некоторых случаях при смыкании рост культур прекращался, а питательная среда на границе окрашивалась в темно-желтый цвет, что также свидетельствовало о вегетативной несовместимости изолятов.

По результатам проведенных экспериментов изученные очаги усыхания сосны можно разделить на две группы. Первая группа, в которую входят возникающие и небольшие по размерам действующие очаги, характеризуется тем, что локальная популяция *H. annosum* представлена только одной группой вегетативно совместимых изолятов (особью) патогена. Вторая группа объединяет крупные действующие и затухающие очаги корневой губки, где в процессе усыхания деревьев участвуют несколько групп вегетативно совместимых изолятов (особей) *H. annosum*, которые охватывают различные по размерам и форме участки куртины усыхания. На всех исследованных участках изоляты, отобранные из соседних очагов и межочагового пространства, представляют собой различные особи патогена.

Следовательно, исходя из положения в куртине усыхания, занимаемой площади и количества колонизированных корневых систем, особи *H. annosum* в локальном очаге усыхания можно разделить на две группы: иницирующие (имеют большие размеры, следовательно, первыми внедряются

в насаждение, вызывая рост куртины усыхания) и вторичные (проникают в насаждение позже иницирующих особей, распространяются на меньшей территории и занимают, как правило, центральную часть очага). Следующей задачей исследований было установить, существуют ли различия в важных для патогенеза свойствах между изолятами особей этих двух групп. В качестве таких свойств была выбрана и изучена дереворазрушающая активность и патогенность изолятов *H. annosum*. Установлено, что изоляты особей иницирующих инфекционный процесс обладают более высокими патогенностью и дереворазрушающей активностью по сравнению с изолятами особей, проникающих в уже сформированный очаг, в среднем на 35,7 и 33,6 % соответственно ($p < 0,05$) (табл.). Иницирующие особи корневой губки занимают площадь в куртине усыхания в среднем в 6 раз большую чем вторичные, колонизируя до 39 корневых систем деревьев (в среднем 18), в то время как вторичные особи успевают заселить не более 5 корневых систем (в среднем 2,3).

Широкое применение методов селекции и искусственного лесовосстановления, создает новые направления давления отбора у корневых патогенов, существенно изменяя их популяционную структуру. Такие трансформации в популяциях патогенных организмов широко известны из практики сельского хозяйства. Переход к возделыванию пищевых культур способствовал снижению генетического разнообразия растений-хозяев, и, как следствие, усилению эволюционных процессов в популяциях патогенов, накоплению агрессивных штаммов и рас, возникновению панфитотий (Дьяков, 1998). Таким образом, в эксплуатируемых лесах, испытывающих мощное лесоводственное воздействие, ожидается дальнейшее увеличение распространенности и вредоносности корневых патогенов, так же, как и очагов других болезней и вредителей.

Сравнительная характеристика изолятов иницирующих и вторичных особей *H. annosum* из локальных очагов усыхания сосны

Показатель	Иницирующие особи	Вторичные особи
Количество колонизированных корневых систем, шт.	$18,0 \pm 11,0$	$2,3 \pm 1,2$
Площадь куртины усыхания, колонизированная особью, м ²	$67,7 \pm 23,9$	$10,7 \pm 4,3$
Дереворазрушающая активность изолятов, %	$14,7 \pm 0,8$	$11,0 \pm 0,6$
Патогенность изолятов, %	$97,7 \pm 2,1$	$71,8 \pm 7,6$

Пути заражения деревьев в локальном очаге корневой губки до настоящего времени подвергаются дискуссиям. Большинство авторов описывает передачу инфекции от центра к периферии очага через контакты корней (Негруцкий, 1973; Федоров, 1984; Garbelotto, Gonthier, 2013), достаточно многочисленные в перегущенных сосняках (Колтунова, 2013). Однако можно услышать вполне обоснованное мнение о распространении мицелия *H. annosum* в почве или лесной подстилке, и внедрении инфекции в корневые системы через отмирающие корневые окончания (Харченко, Харченко, 2012). Наш опыт изучения корневых систем сосен в очагах корневой губки не отрицает наличие обоих способов экспансии инфекции. По-видимому, более вирулентные особи получают территориальный приоритет при любом способе распространения за счет более высокой скорости преодоления защитных реакций дерева и колонизации корневых систем.

Таким образом, в формировании локального очага пестрой ситовой гнили корней участвует особь *H. annosum*, индивидуальные свойства которой определяют успешное внедрение ее в насаждение и дальнейшее распространение по корневым системам близкостоящих деревьев. По мере проведения рубок в насаждении пни и корни заселяются вторичными, менее патогенными особями, которые занимают преимущественно центральную часть очага и заканчивают деструкцию мертвой древесины.

Редкое формирование новых куртин усыхания в пораженном корневой губкой древостое, несмотря на достаточно большое количество споровой инфекции в воздухе и почве, свидетельствует о том, что большинство особей *H. annosum* обладают невысокой патогенностью. Однако рост очагов пестрой ситовой гнили корней приводит к накоплению инфекции иницирующих особей в популяции *H. annosum*, за счет чего происходит существенное увеличение патогенности и вредоносности вида. Иницирующие особи выступают в качестве первичного патогена, очевидно, не нуждаясь в предварительном ослаблении деревьев, что обуславливает гибель сосны на всей территории занятой мицелием с вирулентным генотипом, обеспечивая концентрический рост куртин усыхания.

Следовательно, с целью профилактики очагового поражения сосняков корневой губкой в управляемых лесах защитные мероприятия необходимо направлять не только на общее повышение устойчивости насаждений к корневым патогенам, но и на контроль количества инфекции *H. annosum* на участках с высокой угрозой развития болезни путем ограничения объема доступной кормовой базы, появляющейся после проведения различных видов рубок.

Литература

- Дьяков Ю. Т. Популяционная биология фитопатогенных грибов. М.: Изд. дом «Муравей», 1998. 384 с.
- Дьяков Ю. Т. Грибы: индивидуумы, популяции, виды // Современная микология в России: тезисы докл. третьего съезда микологов России (Москва, 10–12 окт. 2012 г.). М., 2012. С. 41.
- Дьяков Ю. Т., Долгова А. В. Вегетативная несовместимость у фитопатогенных грибов. М.: МГУ, 1995. 161 с.
- Звягинцев В. Б., Волченкова Г. А. Трансформация патогенеза корневой губки при интенсификации лесного хозяйства // Грибные сообщества лесных экосистем. Москва – Петрозаводск: КарНЦ, 2014. Т. 4. С. 15–25.
- Колтунова А. И. О формировании горизонтальной структуры и срастании корневых систем в древостоях сосны // Эко-потенциал. 2013. № 3–4. С. 136–142.
- Негрук С. Ф. Корневая губка. М.: Лесная пром-ть, 1973. 200 с.
- Острикова М. Я., Баранов О. Ю., Пантелеев С. В. Оценка зараженности почв корневой губкой на лесокультурных площадях // Проблемы лесоведения и лесоводства: сб. науч. работ ин-та леса НАН Беларуси. Гомель, 2011. Вып. 71. С. 480–488.
- Сазонов А. А., Звягинцев В. Б., Кухта В. Н., Тулик П. В. Ведение лесного хозяйства в условиях короедного усыхания сосны / БГТУ, РУП «Белгослес», Минск, 2017 [Электронный ресурс]. 2017. Режим доступа: <https://www.belstu.by/Portals/0/userfiles/332/Prakticheskoe.pdf>.
- Федоров Н. И. Корневые гнили хвойных пород. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 160 с.
- Харченко Н. А., Харченко Н. Н. К вопросу о природе и экологических закономерностях образования очагов корневой губки // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: матер. междунар. конф. (Ульяновск, 15–19 окт. 2012 г.). Ульяновск – Москва – Петрозаводск, 2012. С. 293–295.
- Garbelotto M., Gonthier P. Biology, epidemiology, and control of *Heterobasidion* species worldwide // Annu. Rev. Phytopathol. 2013. Vol. 51. P. 39–59.
- Rishbeth J. Observations on the biology of *Fomes annosus*, with particular reference to East Anglian pine plantations II. Spore production, stump infection, and saprophytic activity in stumps // Annals of Botany. 1951. Vol. XV, no. 57. P. 1–22.
- Stenlid J. Population structure of *Heterobasidion annosum* as determined by somatic incompatibility, sexual incompatibility, and isoenzyme patterns // Can. J. Bot. 1985. Vol. 63. P. 2268–2273.

ЭКТОМИКОРИЗНЫЕ ГРИБЫ: САПРОТРОФЫ ПОД ПРИКРЫТИЕМ?

Воронина Е. Ю.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, mvsadnik@list.ru

В лесных экосистемах эктомикоризообразователи (ЭМ) и сапротрофы (С) являются наиболее крупными и значимыми экологическими группировками грибов. Их важнейшая роль в обеспечении жизнедеятельности древесных растений и вклад в круговороты биогенных элементов являются общепризнанными. На основании того, что для ЭМ как биотрофов главным источником органического питания считаются продукты фотосинтеза их растений-хозяев, а для С – широкий спектр соединений, содержащихся в почве, подстилке и валежной древесине, ЭМ и С традиционно рассматривают как отдельные эколого-трофические группы грибов, а их роли в биогеоценозах полагают совершенно различными. В первом случае главной экологической функцией считается снабжение древесных растений минеральными элементами питания и, напротив, перераспределение продуктов ассимиляции между надземной и подземной частями сообщества, во втором – процессы минерализации, в том числе, биодеструкция лигно-целлюлозного комплекса (Leake et al., 2002). Тем не менее, само широко употребляемое понятие сапротрофии не является однозначным. С одной стороны, ее можно рассматривать как стратегию создания некоторым организмом биомассы на основе углерода, содержащегося в отмершем органическом веществе. Такому строгому определению сапротрофии ЭМ соответствуют в условиях аксеничной культуры, возможной для многих

видов этой группы, но навряд ли эта стратегия реализуется в природных условиях (Куурег, 2017). С другой стороны, под сапротрофией в экологическом аспекте можно понимать способность организма к трансформации органических соединений с целью получения не столько энергии, сколько таких элементов питания как азот и фосфор, и именно этот аспект представляется наиболее важным при изучении биогеоценотической роли грибов. Подобная двусмысленность предопределила дискуссионность экологического статуса ЭМ.

Первые предположения о сапротрофной активности ЭМ как способности к утилизации органических субстратов почвы были высказаны А. Б. Франком еще на заре научного исследования микориз (Tunlid et al., 2017). При наблюдении в природных условиях плодовые тела типичных ЭМ, таких как виды *Lactarius*, *Tylopilus* и др., нередко встречаются на сильно разрушенной валежной древесине. Тем не менее, долгое время потенциальную роль ЭМ в минерализации органического вещества почвы или вовсе не принимали во внимание, считая, что эта группа грибов способна изымать элементы питания исключительно из субстратов, предварительно минерализованных другими микроорганизмами, или, допуская возможность конкуренции с С за субстрат, считали ее отрицательной (см. в Smith, Read, 2008). В 1970-х гг. было начато изучение взаимоотношений между ЭМ и С и экологических последствий их потенциальной конкуренции в природных условиях (Gadgil, Gadgil, 1971; 1975). По имени авторов, наблюдаемое ими ускорение разложения подстилки при элиминации ЭМ из сообщества получило название «Гэдгил-эффекта» и было объяснено антагонизмом микоризообразователей или их конкуренцией за питание с деструкторами опада. Используемый в эксперименте метод окапывания для удаления микоризных окончаний получил правомочные нарекания как чрезвычайно разрушительный для фитоценоза и, кроме того, приводящий к появлению источников питания, качественно и количественно несвойственных природным лесным почвам, а работы других исследователей в основном не подтвердили выявленную ранее закономерность (Smith, Read, 2008). Однако представления о том, что роль ЭМ в минерализации подстилки состоит исключительно во взаимодействии с истинными деструкторами, продолжали сохраняться и изменились лишь с появлением данных об утилизации ЭМ органических субстратов (Koide, Wu, 2003; Read et al., 2004). В настоящее время вопрос, существует ли отчетливая граница между ЭМ и С, если рассматривать эти группы именно в свете их биогеоценотических функций, или мы, скорее, имеем дело с континуумом, стоит особенно остро.

Облигатная зависимость ЭМ от растения-хозяина как источника углерода не вызывает сомнений, что хорошо демонстрируется невозможностью образования плодовых тел в отсутствие фитобионта. Микоризный образ жизни в данном случае эволюционировал из сапротрофного, что происходило более 60 раз в различных филогенетически удаленных линиях Asco- и Basidiomycota (Martin et al., 2016). Предполагавшийся ранее возврат к сапротрофии от ЭМ не подтвердился за единственным возможным исключением в роде *Hydnomerulius* (Куурег, 2017). Отказ от свободного существования сопровождался утратой генов, отвечающих за ферментативное разрушение растительной клеточной стенки, однако масштабы этой утраты весьма различны в разных группах ЭМ, к тому же нельзя исключать и принципиальной возможности повторного приобретения утраченных ферментов, таких как целлобиогидролазы (Kohler et al., 2015).

Имея постоянный источник органического питания в виде продуктов фотосинтеза растения-хозяина, ЭМ способны развивать обширный свободный мицелий (структурно сходный с таковым у С в формировании гифальных агрегатов (Agerer, 2001) и доминировать в микробиоте лесных почв (Smith, Read, 2008). В настоящее время известно, что для этой группы грибов доступен весьма широкий спектр субстратов, в том числе, сложных органических соединений, из которых ЭМ способны извлекать элементы питания, успешно конкурируя таким образом с С микроорганизмами (Koide et al., 2008). Известно, что источником азота для ЭМ могут быть такие органические соединения как аминокислоты, пептиды и белки, а также хитин, а фосфора – моно- и дифосфоэфиры. По крайней мере, для поддерживаемых в лаборатории чистых культур ЭМ была показана фосфатазная и протеазная активность, сравнимая с таковой у С, хотя нельзя забывать о том, что данные, полученные в контролируемых лабораторных условиях, могут слабо отражать процессы, происходящие в природе (Leake et al., 2002). На основании полученных разными методами данных о значительной сапротрофной активности ЭМ, появилась концепция «скрытых сапротрофов» и разработаны модели их прямого и косвенного участия в разложении подстилки (Talbot et al., 2008). Гипотеза «плана В» подразумевает переход ЭМ к сапротрофии в период, когда фитобионты

не способны поставлять им необходимое количество питания, к примеру, в зимнее время покоя растений. Впоследствии данная гипотеза практически не получила подтверждения (Johnson et al., 2017). Гипотеза «случайной сапротрофии» предполагает минерализацию ЭМ подстилки в ходе разложения органических соединений для получения азота и фосфора, что особенно вероятно в сообществах с дефицитом азота, таких как тундры и бореальные леса, где большинство питательных элементов находится в почве в органической форме (Read et al., 2004). Кроме того, побочным эффектом усвоения этих элементов может служить поступление углерода в виде, к примеру, скелетов аминокислот. Гипотеза «прайминг-эффекта» заключается в том, что большое количество продуктов фотосинтеза фитобионта стимулируют разложение ЭМ подстилки, обеспечивая грибам активный рост и наращивание биомассы, и таким образом, доступ к субстратам, неиспользуемым настоящими С в силу необходимости последних изыскивать самим легкие сахара в субстрате, в то время как ЭМ постоянно получают их от хозяина (Talbot et al., 2008). Две последние гипотезы, объединяемые некоторыми авторами, получили значительное фактическое подтверждение (Lindhahl, Tunlid, 2015). Это обстоятельство также влияет на пространственное распределение С и ЭМ мицелиев, когда первые в основном занимают самые верхние почвенные горизонты, в то время как вторые способны проникать глубже, туда, где углерод заключен в трудноразлагаемых соединениях (Johnson et al., 2017).

Применение стандартизированных тестов на ферментативную активность показало наличие у ЭМ как минимум гипотетической способности к усвоению широкого круга органических субстратов, а также более высокую активность ЭМ корневых окончаний в сравнении с безмикоризными, что подразумевает роль микобионта в выделении ферментов (Pritsch, Garbaye, 2011). Однако, как и следует предполагать, ферментативная активность сосредоточена в основном в зоне свободного мицелия (Talbot et al., 2013), а кроме того, в природных условиях, действенность ферментов будет скорее определяться количеством их субстрата, чем активностью как таковой. При сравнении ферментативного аппарата ЭМ и С различными исследователями получены противоречивые данные. С использованием недавно разработанного метода гифальных ловушек, позволяющего оценить ферментативную активность отдельно взятой гифы и разделить ферменты, образуемые ЭМ и С, было показано, что ЭМ выделяют гидролитические (глюкозидазы, участвующие в разложении подстилки) и окислительные ферменты (пероксидазы и фенолоксидазы, участвующие в разложении гумуса и высвобождении из него органического азота) зачастую в масштабах, превышающие таковые у С, что предполагает значительный вклад ЭМ в круговорот углерода в бореальных лесах (Phillips et al., 2014). В другой работе для ЭМ была показана более низкая активность целлюбогидролазы и кислой фосфатазы в сравнении с С и отсутствие различий в фенолоксидазной и аминопептидазной активности (Talbot et al., 2015). По мнению Т. Куйпера, эти данные свидетельствуют в пользу «прайминг»-гипотезы в отношении поглощения азота (Куувер, 2017).

Вторым заслуживающим внимания аспектом потенциальной сапротрофной активности ЭМ являются неферментативные механизмы разложения субстрата, среди С известные, в частности, у грибов бурой гнили. В этом отношении был детально изучен вид *Paxillus involutus*, представитель порядка Boletales, в котором ЭМ статус эволюционировал из С стратегии бурой гнили. Окислительная реакция Фентона, лежащая в основе разложения субстрата, подразумевает образование гидроксильных радикалов, и этот механизм сходен с таковым у С и, вероятно, унаследован от них в ходе эволюции. Ферментативный аппарат *P. involutus* сходен с таковым грибов бурой гнили, но не содержит целлюбогидролаз, необходимых для дальнейшей трансформации полученных углеводов (Rineau et al., 2012). Насколько сапротрофная активность присуща другим ЭМ видам Boletales, пока не вполне ясно, но имеются косвенные доказательства ее наличия у видов *Suillus* (Shah et al., 2016). Имеются данные даже о лакказной активности, но они входят в противоречие с отсутствием обнаружения соответствующих генов при полногеномном анализе (Куувер, 2017). Также к неферментативным механизмам поглощения элементов питания ЭМ можно отнести выделение ими органических анионов, таких как цитрат и оксалат, позволяющих извлекать биогенные элементы из минералов, осуществляя биовыветривание и влияя на круговорот углерода (Thorley et al., 2015).

Известно, что в большинстве случаев на скорость накопления первичной продукции и разложения влияет доступность фосфора и азота. Круговорот азота тесно связан с круговоротом углерода, а доступность фосфора в основном зависит от процессов выветривания (McGill, Cole, 1981;

Vitousek et al., 2010). Находясь в узловой точке пересечения круговоротов биогенных элементов, связывая воедино процессы ассимиляции и минерализации и участвуя в биовыветривании целого ряда пород, ЭМ «под прикрытием» растения-хозяина, постоянного источника органического питания, играют в биогеоценозах заметную роль в разложении подстилки. Этим нельзя пренебречь при изучении экологии лесных сообществ, даже при том, что биодеструкция осуществляется грибами не для получения энергии, но с целью поглощения элементов питания. Рассматривая эколого-трофические группировки грибов на современном уровне знаний, стоит вспомнить яркое и образное высказывание Г. Глисона: «По мере накопления знания, мы периодически выявляем факты, не ложящиеся ни на какую «полочку». Это может значить, что, возможно, изначальное расположение наших «полочек» неправильно, и должно приводить нас к внимательному анализу накопленных данных» (Gleason, 1926).

Работа выполнена при поддержке РФФ, программа № 14-50-00029.

Литература

- Agerer R. (2001) Exploration types of ectomycorrhizae. *Mycorrhiza* 11:107–114.
- Gadgil R. L., Gadgil P. D. (1971) Mycorrhiza and litter decomposition. *Nature* 233:133.
- Gadgil R. L., Gadgil P. D. (1975) Suppression of litter decomposition by mycorrhizal roots of *Pinus radiata*. *N Z J For Sci* 5:35–41.
- Gleason H. A. (1926) The individualistic concept of the plant association. *Bull Torrey Bot Club* 53:7–26.
- Johnson N. C., Miller R. M., Wilson G. W. T. (2017) Mycorrhizal interactions with climate, soil parent material, and topography. In: Johnson NC, Gehring C, Jansa J (eds) *Mycorrhizal mediation of soils: fertility, structure and carbon storage*. Elsevier, Amsterdam. P. 47–66.
- Kohler A., Kuo A., Nagy L. G. et al. (2015) Convergent losses of decay mechanisms and rapid turnover of symbiosis genes in mycorrhizal mutualists. *Nat Genet* 47:410–415.
- Koide R. T., Wu T. (2003) Ectomycorrhizas and retarded decomposition in a *Pinus resinosa* plantation. *New Phytol* 158:401–407.
- Koide R., Sharda J. N., Herr J. R., Malcolm G. M. (2008) Ectomycorrhizal fungi and the biotrophy-saprotrophy continuum. *New Phytol* 178:230–233.
- Kuyper TW (2017) Carbon and energy sources of mycorrhizal fungi: obligate symbionts or latent saprotrophs? In: Johnson NC, Gehring C, Jansa J (eds) *Mycorrhizal mediation of soils: fertility, structure and carbon storage*. Elsevier, Amsterdam. P. 357–374.
- Leake J. R., Donnelly D. P., Boddy L. (2002) Interactions between ecto-mycorrhizal and saprotrophic fungi. In: van der Heijden MGA, Sanders I (eds) *Mycorrhizal ecology. Ecological Studies*, vol 157. Springer, Berlin Heidelberg. P. 345–372.
- Lindahl B. D., Tunlid A. (2015) Ectomycorrhizal fungi – potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs. *New Phytol* 205:1443–1447.
- Martin F., Kohler A., Murat C. et al. (2016) Unearthing the roots of ectomycorrhizal symbioses. *Nat Rev Microbiol* 14:760–773.
- McGill W. B., Cole C. V. (1981) Comparative aspects of cycling of organic C, N, S and P through soil organic matter. *Geoderma* 26:267–268.
- Phillips L. A., Ward V., Jones M. D. (2014) Ectomycorrhizal fungi contribute to soil organic matter cycling in subboreal forests. *ISME Journal* 8:699–713.
- Pritsch K., Garbaye J. (2011) Enzyme secretion by ECM fungi and exploitation of mineral nutrients from soil organic matter. *Ann For Sci* 68:25–32.
- Read D. J., Leake J. R., Perez-Moreno J. (2004) Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes. *Can J Bot* 82:1243–1263.
- Rineau F., Roth D., Shah F. et al. (2012) The ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* converts organic matter in plant litter using a trimmed brown-rot mechanism involving Fenton chemistry. *Environ Microbiol* 14:1477–1487.
- Shah F., Nicolás C., Bentzer J. et al. (2016) Ectomycorrhizal fungi decompose soil organic matter using oxidative mechanisms adapted from saprotrophic ancestors. *New Phytol* 209:1705–1719.
- Smith S. E., Read D. J. (2008) *Mycorrhizal symbiosis*, 3rd ed. Academic Press, NY.
- Talbot J. M., Allison S. D., Treseder K. K. (2008) Decomposers in disguise: mycorrhizal fungi as regulators of soil dynamics in ecosystems under global change. *Funct Ecol* 22:955–963.
- Talbot J. M., Bruns T. D., Smith D. P. et al. (2013) Independent roles of ectomycorrhizal and saprophytic communities in soil organic matter decomposition. *Soil Biol Biochem* 57:282–291.
- Talbot J. M., Martin F., Kohler A. et al. (2015) Functional guild classification predicts the enzymatic role of fungi in litter and soil biogeochemistry. *Soil Biol Biochem* 88:441–456.

Thorley R. M. S., Taylor L. L., Banwart S. A. (2015) The role of forest trees and their mycorrhizal fungi in carbonate rock weathering and its significance for global carbon cycling. *Plant Cell Environ* 38:1947–1961.

Tunlid A., Floudas D., Koide R., Rineau F. (2017) Soil organic matter decomposition mechanisms in ectomycorrhizal fungi. In: Martin F (ed) *Molecular mycorrhizal symbiosis*. Wiley Blackwell, Hoboken. P. 257–275.

Vitousek P., Porder S., Houlton B. Z., Chadwick O. A. (2010) Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecol Appl* 20:5–15.

МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ КАК ПЕРСПЕКТИВНОГО ИСТОЧНИКА БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ МЕДИЦИНСКОГО НАЗНАЧЕНИЯ

Гарибова Л. В.¹, Джавахян Б. Р.¹, Ильин Д. Ю.², Ильина Г. В.², Краснопольская Л. М.³

¹ Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, garibLV@yandex.ru

² Пензенский государственный аграрный университет

³ НИИ по изысканию новых антибиотиков им. Г. Ф. Гаузе

Ксилотрофные базидиомицеты (*Basidiomycota*), составляющие неотъемлемый компонент лесной экосистемы, в последние 3 десятилетия вызывают повышенный интерес биотехнологов.

Сейчас эта эколого-трофическая группа макромицетов рассматривается как перспективный источник с большим потенциалом для поиска продуцентов биологически активных веществ медицинского назначения (лечебного и лечебно-профилактического действия) (Вассер, 2012; Феофилова, Алехин, Гончаров и др. 2013; Шнырева, Ван Гринсвен, 2014; Змитрович, 2015).

Наибольшее внимание привлекают биологически активные вещества с противоопухолевым и антиоксидантным действием. Анализ литературы и наши собственные исследования показывают, что среди макромицетов наиболее перспективными для поиска биологически-активных веществ являются базидиальные грибы, а среди них эколого-трофическая группа ксилотрофов. Именно ксилотрофные базидиомицеты (как афиллофороидные так и агарикоидные) являются продуцентами имеющихся в настоящее время коммерческих препаратов (лентизин, или лентинацин; лентинан; схизофиллан; крестин или PSK; бефунгин). При этом они обычно фигурируют в списке противоопухолевых препаратов как сопутствующие средства в комплексной терапии онкологических заболеваний. Основные действующие вещества перечисленных препаратов — полисахариды и преимущественно иммуномодулирующий механизм их действия. Установлена также значительная иммуномодулирующая активность полифенол-полисахаридных комплексов ксилотрофных грибов. В настоящее время показано, что метаболиты ксилотрофных базидиомицетов могут быть использованы в успешном воздействии практически на все основные мишени рака. (Змитрович, 2015). У большинства изученных биологически-активных препаратов из базидиальных ксилотрофных макромицетов отсутствуют побочные токсические эффекты. Продолжается скрининг продуцентов противоопухолевых и антиоксидантных веществ среди ксилотрофных базидиомицетов. В основном изучаются экстракты, полисахаридные и гликопептидные фракции мицелия и плодовых тел. Перспективными продуцентами таких веществ в настоящее время указываются *Inonotus obliquus* f. *sterilis*, *I. linteus*, виды рода *Phellinus*, *Ganoderma lucidum*, *Grifola frondosa*, *Flammulina velutipes*, *Hericius erinaceus* (*Creolohus cirrhatus*), *Hypsizigus marmoreus*, *Lentinula edodes*, *Russulorhizus sanguineus*, *Piptoporus betulinus*, *Pleurotus ostreatus*, *P. pulmonarius*, *P. eryngii* (Автономова, Краснопольская, 2013; Тренин и др., 2014; Змитрович, 2015).

Особенности биологии ксилотрофных базидиомицетов, их культивирования *in vitro* также способствуют широкому интересу медицинских биотехнологов именно к этой трофической группе базидиальных макромицетов. Они обладают наиболее значительной скоростью роста мицелия в этой группе. Процесс плодообразования осуществляется у них без участия биотического фактора. Они относительно легко формируют базидиомы в стерильных условиях (Гарибова, 1987). Это является необходимым условием накопления исходного материала (и мицелия и базидиом) для получения биологически активных веществ. Таким образом ксилотрофные базидиомицеты оказываются востребованными при поиске продуцентов биологически активных веществ медицинского назначения.

В настоящее время в России и за рубежом ведутся интенсивные исследования *Ganoderma lucidum* как продуцента биологически активных веществ с большим спектром терапевтического действия.

Если обобщить имеющиеся данные, то можно отметить, что препараты из базидиом, спор и мицелия *G. lucidum* тонизируют нервную систему, функционирование печени, почек, проявляют иммуностимулирующие, антиоксидантные и антистрессовые свойства. Они помогают при лечении многих заболеваний, облегчают состояние больных после химиотерапии онкозаболеваний (Ли Юй, Тулигуэл, Бао Хайин и др. 2009). Наиболее важными биологически активными соединениями из *G. lucidum*, являются полисахариды и тритерпены. Практически все профилактические и терапевтические эффекты, известные для трутовика лакированного, обусловлены именно этими двумя группами соединений.

Описаны терпеноиды способные в экспериментах подавлять развитие раковых клеток. Только этот ксилотрофный вид служит источником тритерпеноидов, известных как ганодеровые кислоты, относящиеся к тетрациклическим терпенам ланостанового типа, имеющие, по некоторым данным, молекулярное строение, сходное со стероидными гормонами (Xia et al. 2014). Из него же получены полисахариды и их комплексы с белками – ганодераны А, В, С, обладающие способностью снижать уровень сахара в крови и препятствующие развитию сахарного диабета. Кроме того, из базидиом были выделены вещества, противораковое действие которых основано на активизации иммунной системы организма. Правительство Японии включило трутовик лакированный в официальный список вспомогательных растительных средств при лечении онкологических больных.

На примере *G. lucidum* можно составить общую систему (методологию) подхода к изучению ксилотрофных базидиомицетов, перспективных для разных направлений биотехнологии, и выделить основные этапы этих исследований.

Во НИИ новых антибиотиков им. Г. Ф. Гаузе и Пензенском государственном аграрном университете совместно с кафедрой микологии и альгологии МГУ им. М. В. Ломоносова в течение ряда лет выполнялась серия исследований, посвященная изучению биологии *G. lucidum*, разработке основ ее применения в биотехнологиях получения биологически активных веществ.

Первым этапом исследований всегда остается микологическое изучение вида, включающее его морфологию, таксономию, географию, особенности биологии. Такие классические исследования с использованием современных молекулярно-генетических методов были проведены на кафедре микологии и альгологии МГУ им. М. В. Ломоносова. На наборе штаммов, собранных в разных географических зонах, с разных древесных пород, было показано, что *Ganoderma lucidum* (Fr.) P. Karst. комплексный вид, включающий внутривидовые группы штаммов с индивидуальными характеристиками (Постнова, Сколотнева. 2009).

Второй этап таких исследований – создание базовой коллекции чистых культур штаммов гриба, обеспечивающей наличие таксономически достоверного материала и разработка методов их хранения, обеспечивающих сохранение их генетических, морфолого-культуральных и физиолого-биохимических свойств. Во всех указанных выше научных учреждениях поддерживаются коллекции штаммов этого вида, с которыми проводится селекционная работа, позволившая отобрать штаммы, наиболее перспективные для дальнейших исследований. Проведен скрининг штаммов по активности морфогенетических процессов, в результате которого отобраны культуры, образующие типичные базидиомы. (Ильина и др. 2009; Ильина, 2009; Штаер, Дьяков, 2017).

Третий этап – подбор субстратов. Серия экспериментов по подбору субстратов и способов их предварительной обработки для твердофазного культивирования *G. lucidum* показала, что предварительный кислотный гидролиз субстрата обеспечивает интенсивный вегетативный рост и инициирует образование примордиев (Ильина и др., 2017). Выявлено, что метанолизная деградация лигнина, в результате которой происходит обогащение лигноцеллюлозного субстрата метоксильными группами, стимулирует морфогенетические процессы трутовика лакированного. Это проявляется в более быстром (на 10 – 12 суток по сравнению с контролем) формировании примордиев и, соответственно, более раннем образовании базидиом (Сашенкова и др., 2017). Изучение различных модификаций лигно-целлюлозных субстратов показало влияние структуры и соотношения составляющих их компонентов на морфогенетические процессы в ходе роста и развития *G. lucidum* (Ильин и др. 2017; Ильин и др., 2017).

Четвертый этап – изучение биологии и особенностей развития отобранного вида *in vitro*. Изучены онтогенетические фазы развития трутовика лакированного от вегетативного мицелия до телеоморфы. Споровый материал также рассматривается как перспективный источник биологически активных веществ. Проведены исследования по интенсификации образования базидиоспор плодовыми телами *G. lucidum*. Установлено, что обогащение субстрата солями германия интенсифицирует образование базидиоспор.

фицирует процесс спорогенеза (Ильин и др. 2015). При этом увеличивается процент жизнеспособных спор и стимулируется процесс их прорастания (Ильин и др., 2016). Разработаны приемы обработки лигно-целлюлозных субстратов, обеспечивающие полный цикл развития гриба *in vitro* и массовое его плодоношение. Запатентованы субстрат для выращивания плодовых тел и способы его подготовки (Ильина и др., Патент № 2424648. 2009; Ильина и др., Патент № 2453105. 2009).

Пятый этап – изучение физиолого-биохимических характеристик штаммов. Детально проанализированы жирнокислотный состав мицелия, закономерности синтеза эргостерина и возможности стимуляции его образования (Ильина, 2011). Показана связь динамики синтеза эргостерина с этапами морфогенеза *G. lucidum*. В качестве прикладного аспекта этих исследований нужно отметить работы по стимуляции антиоксидантной системы животных введением в их рацион кормовой добавки на основе мицелия *G. lucidum* (Морозова и др., Патент № 2501292. 2013).

Изучение морфологических особенностей штаммов, выращенных в погруженной культуре, методом сканирующей электронной микроскопии показало, что для эффективного отбора культур продуцентов для глубинного культивирования необходимо создание коллекции эталонных образцов пеллет исследуемых видов и штаммов, выращенных при подобранных для них оптимальных условиях.

Изучение антиоксидантной активности водорастворимых полисахаридов *G. lucidum* колориметрическим методом и кулонометрическим титрованием позволили отобрать перспективный для дальнейших исследований штамм G. 1-4, отличающийся наибольшей суммарной антиоксидантной емкостью полисахаридов, составляющей 4,38 мг/100 мг образца (Гарибова и др., 2017).

Обобщенные результаты многолетних физиолого-биохимических исследований показали, что ксилотрофные базидиомицеты, в том числе и *G. lucidum*, могут являться активными продуцентами метаболитов-антиоксидантов, а их погруженное культивирование позволяет получать необходимое сырье для выделения целевых метаболитов. Показан широкий спектр биологической активности полисахаридов ксилотрофов, что выражается в наличии у них антиоксидантных, противоопухолевых и иммуномодулирующих свойств. (Ярина и др., 2017).

Такой комплексный подход к изучению ксилотрофных базидиомицетов обеспечит теоретические и прикладные основы их использования как продуцентов активных веществ медицинского назначения.

Литература

- Автономова А. В., Краснопольская Л. М. Противоопухолевые и иммуномоделирующие свойства трутовика лакированного // Микология и фитопатология. 2013. Т. 47. Вып. 1. С. 3–11.
- Вассер С. П. Лекарственные шляпочные грибы: история, современное состояние, тенденции и нерешенные проблемы // Макромицеты: лекарственные свойства и биологические особенности. Киев. 2012. С. 5–44.
- Гарибова Л. В. Экологические основы механизмов плодообразования высших базидиальных грибов. Микология и фитопатология. 1987. Т. 21. Вып. 3. С. 286–291.
- Гарибова Л. В., Ярина М. С., Альмяшева Н. Р., Джавахян Б. Р., Гольшикин А. В., Краснопольская Л. М. Антиоксидантная активность полисахаридов и этанольных экстрактов погруженного мицелия базидиомицетов. Современная микология в России. 2017. Т. 7. С. 403–404.
- Змитрович И. В. Метаболиты базидиальных грибов, эффективные в терапии рака и их молекулярные мишени. Вестник пермского университета. 2015. Сер. Биол. Вып. 3. С. 264–286.
- Ильина Г. В. Роль специфики лигнинсодержащих субстратов при культивировании ксилотрофных грибов *in vitro*. Микология и фитопатология. 2009. Т. 43. Вып. 2. С. 123–129.
- Ильина Г. В. Влияние нистатина на биосинтез эргостерина базидиомицетами. Микология и фитопатология. 2011. Т. 45. Вып. 3. С. 271–278.
- Ильин Д. Ю., Ильина Г. В., Гарибова Л. В. Базидиоспоры *Ganoderma lucidum* как перспективный объект биотехнологии и методы стимуляции их образования. 2016. Успехи медицинской микологии. № 16. С. 263–264.
- Ильин Д. Ю., Ильина Г. В., Гарибова Л. В. Коррекция морфогенеза *Ganoderma lucidum* компонентами метанолизной деградации лигнина. Современная микология в России. 2017. Т. 7. С. 314–315.
- Ильина Г. В., Ильин Д. Ю., Скобанев А. В. Коллекция культур базидиальных макромицетов (Basidiomycota). Пензенской ГСХА. Каталог видов и штаммов. Пенза. 2009. 40 с.
- Ильин Д. Ю., Ильина Г. В., Гарибова Л. В., Лихачев А. Н. Последовательная биоконверсия лигно-целлюлозных субстратов как способ реализации биотехнологического потенциала грибов. Микология и фитопатология. 2017. Т. 51. Вып. 2. С. 90–98.

Ильин Д. Ю., Ильина Г. В., Гарибова Л. В., Лихачев А. Н., Шкаев Н. В., Дворянинова О. А. Влияние тиогерманата натрия на процессы морфогенеза и базидиальное спороношение *Ganoderma lucidum*. Микология и фитопатология. 2015. Т. 49. Вып. 3. С. 182–187.

Ли Юй, Тилигуэл, Бао Хайин, Широких А. А., Широких И. Г., Егошина Т. П., Кириллов Д. В. Лекарственные грибы в традиционной китайской медицине и современных биотехнологиях. Киров. 2009. 320 с.

Постнова Е. Л., Сколотнева Е. С. Комплексный вид *Ganoderma*: внутривидовые группы штаммов с индивидуальными характеристиками // Микология и фитопатология. 2009. Т. 43. Вып. 6. С. 535–543.

Сашенкова С. А., Ильин Д. Ю., Ильина Г. В. Стимуляция ферментативной активности ксилотрофных базидиомицетов дополнительными источниками метоксильных групп лигнина. Современная микология в России. 2017. Т. 7. С. 354–355.

Тренин А. С., Кац Н. Ю., Цвигун Е. А., Бычкова О. П., Краснопольская Л. М. Базидиальные грибы *Kuehneromyces mutabilis*, *Flammulina velutipes* и *Lentinus edodes* как возможные продуценты ингибиторов биосинтеза стеролов. Успехи медицинской микологии. 2014. № 12. С. 353–354.

Феофилова Е. П., Алехин А. И., Гончаров Н. Т., Мысякина И. С., Сергеева Я. Э. Фундаментальные основы микологии и создание лекарственных препаратов из грибов. М. 2013. 151 с.

Шнырева А. В., Ван Гринсвен Л. Д. Проапоптотическая и иммуномодулирующая активность экстрактов некоторых гомобазидиальных грибов // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48. Вып. 4. С. 253–261.

Штаер О. В., Дьяков М. Ю. Особенности хранения чистых культур дикорастущих и культивируемых макромицетов. Современная микология в России. 2017. Т. 7. С. 385–387.

Ярина М. С., Краснопольская Л. М., Усов А. И., Марахонов А. В., Рамазанова З. К., Котелева С. И. Водорастворимые полисахариды грибов рода *Ganoderma*: продуценты, получение, биологическая активность. Современная микология в России. 2017. Т. 7. С. 369–371.

Xia Q., Zhang H., Sun X. et al. A comprehensive review of the structure elucidation and biological activity of triterpenoids from *Ganoderma* spp. *Molecules*. 2014. P. 17478–17535.

МИКОБИОТА ЧЕРНИКИ, ПРОИЗРАСТАЮЩЕЙ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ И В ФИНЛЯНДИИ

Гомжина М. М., Гагкаева Т. Ю., Гасич Е. Л., Казарцев И. А., Ганнибал Ф. Б.

Всероссийский НИИ защиты растений, gomzhina91@mail.ru

Введение. Среди ягодных кустарничков, произрастающих в таежных лесах, особой популярностью пользуются представители семейства *Ericaceae* – клюква, брусника, голубика и черника. Это многолетние кустарнички, распространенные на территории Северной Европы, Азии, Северной Америки, Канады. Среди микроорганизмов, вызывающих заболевания черники, фитопатогенные грибы и грибоподобные организмы составляют значительную часть и играют важную роль. Наиболее широко распространенными считаются микромицеты, развивающиеся на стеблях, среди них такие виды, как *Diaporthe vaccinii* Shear (*Phomopsis vaccinii* Shear), *Topospora myrtilli* (Feltg.) Boerema, *Monilinia vaccinii-corymbosi* (Reade.) Honey, *Phytophthora cinnamomi* Rands. и др.

При проведении идентификации того или иного возбудителя по симптомам на растении или по морфологическим признакам в чистой культуре, неизбежны ошибки, которые приводят к распространению недостоверной информации. В подобных случаях, при возникновении спорных ситуаций, идентификацию по морфологическим признакам дополняют молекулярно-генетическими исследованиями. Так, например, длительное время считалось, что *Diaporthe vaccinii*, вызывающий рак черники, повсеместно распространен на территории Северной Америки, Канады, Европы, также сообщалось о находках на территории Китая и Чили (Naraouei-Khandan et al., 2017). По морфологическим признакам в анаморфной стадии *Ph. vaccinii* может быть принят за такие виды, как *Ph. conorum*, *Ph. viticola*, *Ph. columnaris*, *Ph. myrtilli* (Farr et al. 2002b). Методы молекулярной филогении позволили заключить, что значительная часть изолятов из Северной Америки, Польши, Латвии, Нидерландов и все из Германии, которые по морфологическим признакам конидий и пикнид и по связи с питающим растением идентифицировали, как *Ph. vaccinii*, являются морфологически сходным близкородственным видом *Diaporthe eres* Nitschke, не являющимся патогенным для черники (Farr et al., 2002a, Vilka, Volkova, 2015, Michalecka et al., 2017). Таким образом, данные о распространении этого опасного организма на территории Европы и Северной Америки требуют уточнения и ревизии. Так, на настоящий момент, в Европе достоверные находки *Ph. vaccinii* были сделаны только в Польше (Michalecka et al., 2017), Нидерландах, Латвии и Литве (Lombard et al., 2014).

Изучение биоразнообразия грибов, вызывающих заболевания черники в России не проводилось. Существует информация об отдельных находках видов той или иной группы грибов, но комплексного исследования микобиоты, сопровождаемого молекулярными данными, на настоящий момент нет. Целью данной работы была предварительная оценка биоразнообразия грибов, развивающихся на чернике, произрастающей на территории северо-запада России и Финляндии, с помощью морфологических и молекулярно-генетических методов.

Материал и методы.

Материал. Семнадцать образцов листьев и стеблей черники с симптомами некротических пятен и язв были собраны в период с июня по август 2017 года на территории Пискаревского парка в г. Санкт-Петербурге, в Ленинградской области (Лужский, Приозерский, Ломоносовский, Всеволожский, Гатчинский районы) и в республике Карелия (Пудожский район) и на юго-западе Финляндии.

Изоляты. Из каждого образца брали фрагменты растений с симптомами поражения, которые поверхностно стерилизовали 2 % раствором гипохлорита натрия. В дальнейшем фрагменты тканей растений раскладывали на картофельно-сахарозную питательную среду (КСА) с добавлением 0,4 мкл/л раствора смеси антибиотиков (PSN, фирма «Gibco») и 0,04 мкл/л раствора Triton X-100, снижающего рост грибов. Чашки Петри инкубировали при 24 °C в темноте. Отсев чистых культур проводили на 7–10 сутки культивирования.

Морфология. Идентификация изолятов осуществлялась по таксономически значимым и информативным микроморфологическим признакам, согласно определителям (Морочковский и др., 1969, Boerema et al., 2004, Gerlach, Nirenberg, 1982).

ПЦР и секвенирование. Двадцать семь изолятов, идентификация которых по морфологическим признакам была затруднена, были изучены с применением молекулярно-генетических методов. Была произведена амплификация и последующее секвенирование таксономически информативных локусов ДНК: области внутренних транскрибируемых спейсеров (ITS) и большой субъединицы рибосомы (LSU) рДНК, гены β -тубулина и фактора элонгации трансляции (EF). Для 9 *Fusarium* spp. Link. (EF), 8 *Phoma* spp. Sacc. (ITS, β -тубулин), 7 *Phomopsis* spp. Sacc. & Roum. (ITS, β -тубулин, EF), 2 *Gibbera myrtilli* (Cooke) Petr. (ITS, EF), 1 *Curvularia* sp. Boedijn. (ITS, LSU).

Экстракция ДНК была проведена стандартным СТАБ/хлороформ методом (Doyle, Doyle 1990).

Амплификацию ITS-области проводили с использованием праймеров ITS1F (Gardes, Bruns, 1993) / ITS4 (White et al., 1990); LSU – LROR (Rehner, Samuels, 1994) / LR5 (White et al., 1990), гена β -тубулина – β tub2Fw / β tub4Rd (Aveskamp et al., 2009) и T1/T2 (O'Donnell, Cigelnik 1997; Saleh, Leslie 2004), EF – EF1 – 983F/EF1-1567R (Rehner, Buckley, 2005).

Очищенные по стандартному протоколу (Boyle, Lew, 1995) фрагменты секвенировали методом Сэнгера (1977) на секвенаторе ABI Prism 3500 (Applied Biosystems – Hitachi, Япония) в соответствии с рекомендациями производителя с использованием набора реактивов Big Dye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (ABI, США).

Результаты. Шестьдесят семь изолятов были выделены из листьев и стеблей черники. В результате идентификации по морфологическим признакам изолятов грибов определено 16 родов аскомицетов, относящихся к 8 порядкам: Amphisphaerellales, Diaporthales, Capnodiales, Eurotiales, Glomerellales, Hypocreales, Pleosporales, Sordariales и 14 семействам: *Capnodiaceae*, *Chaetomiaceae*, *Cladosporiaceae*, *Coniothyriaceae*, *Diaporthaceae*, *Didymellaceae*, *Glomerellaceae*, *Hypocreaceae*, *Nectriaceae*, *Pestalotiopsisaceae*, *Pleosporaceae*, *Sordariaceae*, *Trichocomaceae*, *Venturiaceae*. Из них до уровня вида были определены *Fusarium arthrosporioides* Sherb., *F. semitectum* Berk. & Ravenel, *F. sporotrichioides* Sherb., *Gibbera myrtilli*.

До уровня рода были идентифицированы: *Alternaria* Nees, *Boeremia* Aveskamp, Gruyter & Verkley, *Chaetomium* Kunze, *Cladosporium* Link., *Colletotrichum* Corda, *Coniothyrium* Corda, *Curvularia*, *Epicoccum* Link., *Fusarium*, *Penicillium* Link., *Pestalotiopsis* Steyaert, *Phoma*, *Phomopsis*, *Sordaria* Ces. & De Not, *Trichoderma* Pers.

Также было идентифицировано два рода базидиомицетов *Rhizoctonia* DC, *Sporotrichum* Link., относящиеся к порядкам Cantarellales и Polyporales и семействам *Ceratobasidiaceae* и *Fomitopsidaceae*, соответственно.

Шестнадцать изолятов не формировали структур спороношения, по морфологическим признакам их идентификация была неосуществима.

В результате идентификации, проведенной по молекулярно-генетическим признакам, все 7 изолятов *Phomopsis* spp. были идентифицированы, как *Diaporthe eres* (*Ph. oblonga* (Desm.) Traverso, среди изолятов фомоидных грибов (*Phoma* в широком смысле) были обнаружены: *Boeremia exigua* (Desm.) Aveskamp, Gruyter & Verkley, *Didymella macrostoma* (Mont.) Qian Chen & L. Cai, *Heterophoma sylvatica* (Sacc.) Qian Chen & L. Cai, *Pyrenochaeta cava* (Schulzer) Gruyter, Aveskamp & Verkley. Оба изолята *Gibbera myrtilli* с учетом полученных данных были переопределены как *Colletotrichum fioriniae* (Marcelino & Gouli) Pennycook, а один изолят *Curvularia* sp. оказался видом *Seimatosporium vaccinii* (Fuckel) B. Erikss.

Обсуждение. В результате проведенных исследований по морфологическим и молекулярно-генетическим признакам нами идентифицировано 10 видов грибов. Было показано, что на растениях черники, растущей на северо-западе Европы, могут развиваться представители относящиеся, как минимум, к 18 родам грибов, относящихся к 2 отделам, 10 порядкам, 16 семействам. По морфологическим признакам большая часть изолятов была определена до уровня рода. Секвенирование информативных локусов 27 изолятов, морфологические признаки которых были неоднозначными и не могли быть использованы для корректной идентификации, позволили определить эти изоляты до уровня видов. Кроме того, благодаря молекулярным данным, удалось уточнить таксономический статус изолятов, полученный при идентификации по морфологическим признакам. Так, изоляты, предварительно определенные как *Gibbera myrtilli*, оказались видом *Colletotrichum fioriniae*.

Среди списка выявленных родов и видов есть сапротрофы с широкой специализацией (мелкоспоровые виды *Alternaria* секции *Infectoriae*, *Cladosporium* spp., *Fusarium* spp.), почвенные сапротрофы (*Penicillium* spp., *Trichoderma* spp.), эндофиты (*Diaporthe eres*) и фитопатогенные виды грибов (*Seimatosporium vaccinii*). Вопреки ожиданиям, все полученные изоляты *Phomopsis* оказались не специализированным патогеном *Ph. vaccinii*, но широко распространенным эндофитом *Diaporthe eres* (*Ph. oblonga*), который в отдельных случаях может вызывать некротические пятна на стеблях растений (Kolomiets et al., 2009).

Вид *Seimatosporium vaccinii* впервые обнаружен на территории Финляндии. В России на чернике впервые обнаружены виды *Diaporthe eres* и *Colletotrichum fioriniae*.

Полученные в ходе проведенного исследования результаты позволяют предварительно оценить биоразнообразие микромицетов на чернике, собранной на территории северо-запада России и Финляндии. Для более детальной оценки, несомненно, необходим многолетний мониторинг и расширение географии сбора образцов, а также дальнейшие исследования, с включением в молекулярно-генетический анализ большего количества изолятов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 14-26-00067).

Литература

- Морочковский С. Ф., Зерова М. Я., Лавитская З. Г., Скуцкая М. Ф. Определитель грибов Украины том II. Киев: Наукова думка. 1969. 517 с.
- Aveskamp M. M., Verkley G. J. M., de Gruyter J., Murace M. A., Perelló A., Woudenberg J. H. C., Groenewald J. Z., Crous P. W. DNA phylogeny reveals polyphyly of *Phoma* section *Peyronellaea* and multiple taxonomic novelties // *Mycologia*. Vol. 101 (3). 2009. P. 363–382.
- Boerema G. H., de Gruyter J., Noordeloos M. E., Hamers M. E. C. *Phoma* identification Manual. CABI Publishing. 2004. P. 470.
- Boyle J. S., Lew A. M. An inexpensive alternative to glassmilk for DNA purification // *Trends Genet.* V. 11(1). 1995. P. 8.
- Doyle J. J., Doyle J. L. Isolation of plant DNA from fresh tissue // *Focus*. Vol. 12. 1990. P. 13–15.
- Farr D. F., Castlebury L. A., Rossman A. Y. Morphological and molecular characterization of *Phomopsis vaccinii* and additional isolates of *Phomopsis* from blueberry and cranberry in the eastern United States // *Mycologia*. 2002a. Vol. 94. P. 494–504.
- Farr D. F., Castlebury L. A., Rossman A. Y., Putnam M. L. A new species of *Phomopsis* causing twig dieback of *Vaccinium vitis-idaea* (lingonberry) // *Mycol Res.* 2002b. Vol. 10. P. 745–752.
- Gardes M., Bruns T. D. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes – application to the identification of mycorrhizae and rusts // *Mol Ecol*. 1993. Vol. 2. P. 113–118.
- Gerlach W., Nirenberg H. The genus *Fusarium* – a pictorial atlas. *Mitteilungen der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft*. 1982. 209. P. 1–406.

Kolomiets T., Mukhina Z., Matveeva T., Bogomaz D., Berner D. K., Cavin C. A., Castlebury L. A. First Report of Stem Canker of *Salsola* tragus Caused by *Diaporthe* eres in Russia // Plant Disease. 2009. Vol. 93 (1). P. 110.

Lombard L., Gerard C. M., van Leeuwen, Guarnaccia V., Polizzi G., van Rijswijk P. C. J., Rosendahl K. C. H. M., Gabler J., Crous P. W. *Diaporthe* species associated with *Vaccinium*, with specific reference to Europe // Phytopathologia Mediterranea. 2014. Vol. 53 (2). P. 287–299.

Michalecka M., Bryk H., Seliga P. Identification and characterization of *Diaporthe vaccinii* Shear causing upright dieback and viscid rot of cranberry in Poland // Eur J Plant Pathol. 2017. Vol. 148. P. 595–605.

Naraouei-Khandan H. A., Harmon C. L., Harmon P., Olmstead J., Zelenev V. V., van der Werf W., Worner S. P., Senay S. D., van Bruggen A. C. H. Potential global and regional geographic distribution of *Phomopsis vaccinii* on *Vaccinium* species projected by two species distribution models // Eur J Plant Pathol. 2017. Vol. 148. P. 919–930.

O'Donnell K., Cigelnik E. Two divergent intragenomic rDNA ITS2 types within a monophyletic lineage of the fungus *Fusarium* are nonorthologous // Mol Phylogenet Evol. 1997. Vol. 7. P. 103–116.

Rehner S. A., Samuels G. J. Taxonomy and phylogeny of *Gliocladium* analysed from nuclear large subunit ribosomal DNA sequences // Mycol Res. Vol. 98. 1994. P. 625–634.

Saleh A. A., Leslie J. F. *Cephalosporium maydis* is a distinct species in the *Gaeumannomyces-Harpophora* species complex // Mycologia. 2004. Vol. 96 (6). P. 1294–1305.

Rehner S. A., Buckley E. A *Beauveria* phylogeny inferred from nuclear ITS and EF1-a sequences: evidence for cryptic diversification and links to *Cordyceps* teleomorphs. Mycologia. Vol. 97. P. 84–98.

Vilka L., Volkova J. Morphological Diversity of *Phomopsis vaccinii* Isolates from Cranberry (*Vaccinium macrocarpon* Ait.) in Latvia // Proc. Latv. Univ. Agr. 2015. Vol. 3 (328). P. 8–18.

White T. J., Bruns T., Lee S., Taylor J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics // PCR Protocols: A guide to Methods and Applications (ed. M. A. Innis, D. H. Gelfand, J. J. Sninsky, T. J. White), Academic Press: San Diego, U.S.A. 1990. P. 315–322.

ГРИБНЫЕ БОЛЕЗНИ ХВОЙНЫХ ПОРОД В ИСКУССТВЕННЫХ НАСАЖДЕНИЯХ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

Гродницкая И. Д., Сенашова В.А., Кондакова О. Э.

Институт леса им. В. Н. Сукачева, Красноярск, igrod@ksc.krasn.ru

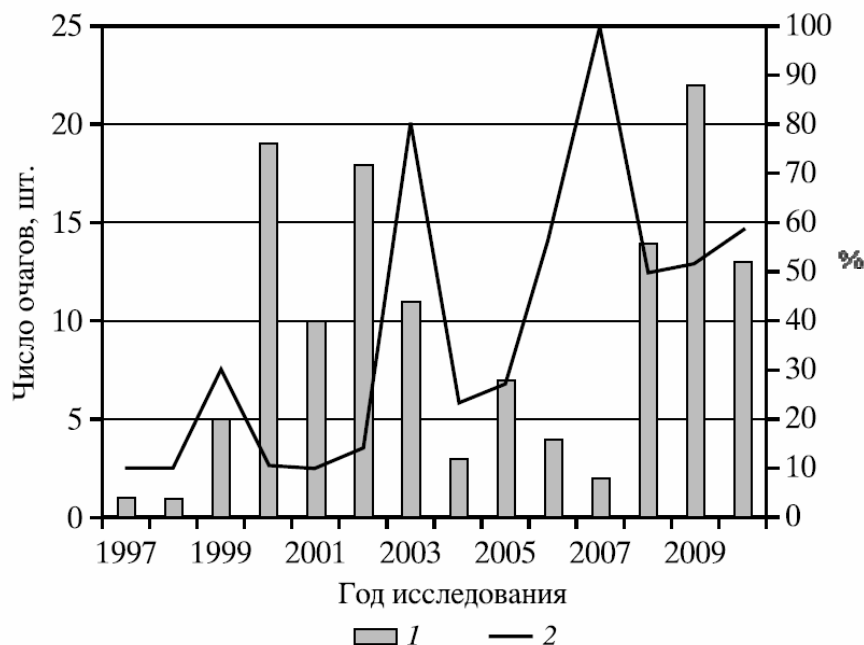
В почвах лесных питомников Красноярского края и Республики Хакасия, находящихся в разных природных зонах Сибири, систематическое применение агротехнических приемов обработки, использование пестицидов, возделывание монокультуры и изъятие травянистой растительности приводят к усилению стрессовой нагрузки на микробные сообщества, уменьшению питательных элементов (органических и минеральных), нарастанию олиготрофности и истощению. В таких почвах возрастает численность некоторых патогенных и токсинообразующих форм грибов (*Aspergillus* spp., *Penicillium* spp., *Fusarium* spp., *Alternaria* spp.) и бактерий (*Pseudomonas* spp., *Bacillus* spp., *Mycobacterium* spp.), которые легко могут переходить с сапротрофного образа жизни на паразитарный, особенно на корнях сеянцев. Продуцируемые микробами фитотоксины вызывают нарушение важнейших внутриклеточных процессов (фотосинтез, дыхание, биосинтез первичных метаболитов, транспорт веществ в клетку и т.д.), что в конечном итоге приводит к ослаблению и последующей гибели сеянцев. В агроэкосистеме происходит формирование экологической группы «минорных патогенов», что заметно усугубляет фитосанитарное состояние почвы. В этих условиях корневые гнили растений становятся экологически неизбежными (Горленко, 1995).

Инфекционные заболевания сеянцев хвойных в лесопитомниках имеют важное диагностическое значение не только с точки зрения их этиологии, но и предупреждения широкого распространения патогенов, эффективной борьбы с ними на начальных стадиях. Ранняя диагностика болезней и мониторинг состояния почвы, ризосферы и филлосферы растений в искусственных фитоценозах имеют огромное практическое значение.

Характерной особенностью лесных питомников является концентрация на единице площади большого количества (до 1,5–2 млн. шт/га) растений одного вида и возраста, что увеличивает риск возникновения и распространения инфекционных заболеваний, возбудителями которых выступают микроорганизмы (бактерии и микромицеты).

При обследовании производственных посевов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), сосны кедровой сибирской (*P. sibirica* Du Tour), лиственницы сибирской (*Larix sibirica* L.) в Озерском (Р. Хакасия), Верх-Казанском, Таловском, Ермаковском и Иланском лесных питомниках

Красноярского края обнаружено, что инфекционное полегание сеянцев встречается довольно часто. Довсходовая гибель семян и проростков хвойных составляет в среднем 35 %, а после всходовый отпад – 25 %. На разных этапах онтогенеза отмечали все известные типы поражения, для которых характерны следующие диагностические признаки: загнивание семян и проростков, полегание всходов, загнивание корней и увядание верхушек сеянцев, хлороз хвои. В результате микологических анализов установлено, что наиболее часто семена и проростки выращиваемых хвойных пород поражаются грибами родов: *Penicillium* Link, (*P. luteum*, *P. crustosum*), *Fusarium* Link (*F. heterosporum*, *F. solani*, *F. avenaceum*, *F. semitestum*, *F. sporotrichiella*, *F. oxysporum*), *Mucor* Fresen (*M. mucedo*, *M. globosus*), *Monilia* Bonord. (*M. sitophila*), *Trichothecium* Link (*T. roseum*), *Alternaria* Nees (*A. alternata*, *A. geophila*, *A. solani*), *Cladosporium* Link (*C. cladosporioides*, *C. herbarum*) (Якименко, Гродницкая, 2000).



Динамика поражения сеянцев и культур сосны обыкновенной грибом *Lophodermium seditiosum* на территории 38 лесничеств Красноярского края и Хакасии:

1 – численность очагов; 2 – средний процент распространения болезни (Кузьмина и др., 2014)

Сеянцы 2-х и 3-х летнего возраста, имеющие иммунитет к фузариозу и альтернариозу, часто поражаются другими возбудителями. Так, сеянцы сосны и кедра Верх-Казанского, Ермаковского, Таловского и Озерского питомников наиболее часто поражаются аскомицетом *Lophodermium seditiosum* Minter, Staley & Millar, вызывающим настоящее шютте сосны. Этот патоген инициирует преждевременную дефолиацию и является причиной эпифитотий на территории большинства лесопитомников Средней Сибири. На рисунке представлена динамика развития численности очагов болезни по годам.

Кроме того, в Ермаковском лесном питомнике часто встречается шютте лиственницы (мериоз), вызываемое несовершенным грибом *Meria laricis* Vuill. (анаморфа аскомицета *Rhabdocline laricis* (Vuill.) Stone). При массовом поражении грибом *M. laricis* сеянцы становятся слабыми и плохо переносят зимний период вследствие загнивания корневой системы. В настоящее время в связи с уменьшением объема посадок лиственницы данное заболевание на территориях питомников встречается реже. Однако инфекционное начало сохраняется на взрослых деревьях.

Территория Средней Сибири с резко-континентальным климатом, достаточно большим количеством атмосферных осадков, продолжительной зимой и долго сохраняющимся высоким снежным покровом, является благоприятным условием для развития другого возбудителя болезни хвои сеянцев – фацидиоза или снежного шютте (патоген *Phacidium infestans* P. Karst. [= *Gremmenia*

infestans (P. Karst.) Crous]. Фитопатологический анализ семян Ермаковского и Уярского лесопитомников (2005–2007 гг.) показал, что этому заболеванию наиболее подвержена сосна обыкновенная (*P. sylvestris* L.). В лесопосадках (близ пос. Черное Озеро, Р. Хакасия) культуры сосны имели признаки этого же заболевания. Фацидиоз является одним из наиболее опасных заболеваний для семян, поскольку мицелий паразита проникает не только в ткани хвоинок и почек, но и в сердцевинные лучи, камбий и клетки смоляных ходов побега (Коссинская, 1974). Для деревьев, возвышавшихся над снежным покровом в зимний период, характерным признаком являются так называемые юбочки — результат поражения снежным шютте нижних, находившихся под снегом, ветвей.

В 2010 г. в Озерском лесопитомнике, расположенном в лесостепной зоне (Республика Хакасия) у семян сосны обыкновенной (2006 г. посадки) отмечено ранее не встречавшееся заболевание листового аппарата (пожелтение хвои около 70 %), вызванного фитопатогенным аскомицетом *Cyclaneusma minus* (Butin) Di Cosmo, Peredo and Minter [= *Naemocyclus minor* Butin] (Гродницкая, Сенашова, 2012). Пораженная хвоя держалась на ветках и имела соломенно-коричневатый цвет, а на некоторых хвоинках наблюдали полосы более темного оттенка. С целью мониторинга распространения этого патогена регулярно проводились ежегодные фитопатологические обследования Озерского питомника, а также соседних лесных насаждений. В 2011 году гриб *C. minus* был выявлен в посадках сосны обыкновенной на участке «Угольный» (Октябрьское лесничество (Озерское участковое), заложенных в 2002 г. (S = 33 га). Средняя доля пораженной хвои составила 20 %, распространение болезни – 95 %. В 2015 году у 3200 обследованных деревьев степень поражения хвои (интенсивность заболевания) колебалась от 5 до 100 %, при этом средняя доля пораженной хвои составила 19–20 %. По сравнению с показателями 2011 года у сосен отмечали незначительное снижение интенсивности заболевания, однако распространение болезни достигло 100 %. В то же время отмечали, что в 2011 г. преимущественно была поражена хвоя 3-х, реже 4-лет, а в 2015 г. поражалась двухлетняя хвоя (более 50 %) и на отдельных деревьях – хвоя текущего года. На некоторых деревьях (1.9 %) сопутствующим патогеном являлся возбудитель серого шютте *Lophodermella sulcigena* (Link) Höhn.

К 2015 году фитопатоген *C. minus* помимо Октябрьского лесничества в Хакасии, был обнаружен в заповеднике «Столбы» и на территории 6 лесничеств Красноярского края: Енисейского, Сухобузимского, Емельяновского, Иланского, Б.-Муртинского, Мининского (как в лесопитомниках, так и в естественных насаждениях).

Таким образом, в условиях Средней Сибири гриб *C. minus* следует рассматривать как потенциально опасный патоген, являющийся дополнительным стрессовым фактором для сосновых насаждений и способствующий развитию местных и сопутствующих фитопатогенов.

В предгорье Западных Саян (500 м над ур. моря), на юге Красноярского края (Ермаковский район) проводили мониторинговые фитопатологические исследования географических культур кедровых сосен (*Pinus sibirica* Du Tour и *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc), высаженных в 1983 г. на специально подготовленные и выровненные экспериментальные участки. Кедровые сосны представлены несколькими климатипами (три сибирских – Кемеровский, Томский и Ермаковский) и два корейских (Еврейской автономной области и Приморского края). С 2005 по 2012 гг. в посадках географических культур зарегистрирована эпифитотия серого шютте, вследствие которой было поражено и погибло часть деревьев. Выявлен возбудитель серого шютте хвои – (сумчатая стадия) гриб *Lophodermella sulcigena* (Link) Höhn. После эпифитотии (август 2013–2014 гг.) на стволах переболевших деревьев отмечено обильное смолотечение и образование смоляных «пузырей» (желваков) в местах рубки ветвей. Установлено, что новое заболевание ослабленных кедровых сосен (рак-серянка), вызывает ржавчинный гриб *Cronartium flaccidum* (Alb. et Schw.) Wint. Отмечено, что популяции кедра корейского демонстрировали большую устойчивость к инфекционным заболеваниям на протяжении всего периода произрастания, чем сибирские климатипы. Полагаем, что это связано с более поздним периодом прохождения всех фенологических фаз и более поздним появлением хвои у популяций кедра корейского, в связи с чем, фенофазы развития растения и фитопатогена не совпадают во времени. В то время как сибирские климатипы кедровых сосен начинают вегетацию раньше, совпадая с развитием фитопатогенных микромицетов, поэтому и происходит большее их заражение грибными болезнями.

Литература

- Горленко М. В. О некоторых направлениях эволюции фитопатогенных грибов // Микология и фитопатология. 1995. Т. 29. Вып. 1. С. 87–94.
- Гродницкая И. Д., Сенашова В. А. Новое заболевание сеянцев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в лесном питомнике Хакасии // Защита и карантин растений. 2012. № 2. С. 48–50.
- Коссинская И. С. Фацидиоз сосны. Новосибирск: Наука, 1974. 91 с.
- Кузьмина Н. А., Сенашова В. А., Кузьмин С. Р. Распространение видов шютте в насаждениях сосны обыкновенной в Средней Сибири // Лесоведение. 2014. № 64. С. 61–68.
- Якименко Е. Е., Гродницкая И. Д. Влияние грибов рода *Trichoderma* на почвенные микромицеты, вызывающие инфекционное полегание сеянцев хвойных в лесных питомниках Сибири // Микробиология. 2000. Т. 69, № 6. С. 850–854.

СКЛЕРОДЕРИЕВЫЙ РАК – МАЛОРАСПРОСТРАНЕННОЕ В БЕЛАРУСИ ЗАБОЛЕВАНИЕ ХВОЙНЫХ ПОРОД

Дишук Н. Г., Головченко Л. А.

Центральный ботанический сад НАН Беларуси, dishukn@rambler.ru

Растения и продукция растениеводства импортируется в Республику Беларусь со всего мира. Интродукция растений влечет за собой и интродукцию присущих им вредных организмов, которые представляют опасность не только для растений-интродуцентов, но и для местных аборигенных пород (Жуков, 2014). По результатам обследования фитосанитарного состояния древесно-кустарниковых растений в питомниках, лесопарках, городских насаждениях Беларуси, проведенного в последние 15 лет, стало очевидно, что в республике появились и распространяются ряд новых вредных организмов, возрастает вредоносность ранее малораспространенных видов патогенных грибов. Некоторые из новых видов патогенов хорошо адаптировались к климатическим условиям Беларуси, сохраняются и успешно размножаются на растениях, что приводит к их ослаблению, потере декоративных качеств, усыханию побегов, гибели растений (Болезни и вредители декоративных растений в насаждениях Беларуси, 2014); выявлены инвазивные виды фитопатогенов древесных растений (Интерактивный мультимедийный определитель, 2014; Головченко, Дишук, 2017; Головченко и др., 2017). Обоснование и распространение инвазивных видов влечет за собой нежелательные экологические, экономические и социальные последствия. Раннее обнаружение и пресечение воздействия чужеродных видов на экосистемы является фундаментальным требованием Стратегии ЕС по сохранению биоразнообразия. В связи с этим важными задачами являются инвентаризация инвазивных видов, прогноз их появления, контроль расселения (Чужеродные виды на территории России, 2016).

В период с 2005 г. лаборатория защиты растений Центрального ботанического сада НАН Беларуси осуществляет регулярный мониторинг состояния сеянцев и саженцев в лесных питомниках и молодняках, в декоративных питомниках, в дендрологических и ботанических садах, в городских насаждениях (парки, скверы, уличные и магистральные посадки) республики. В 2016 г. начата работа по инвентаризации инвазивных видов патогенных грибов. Проведено обследование представителей более 70 родов местных и интродуцированных древесно-кустарниковых растений; особое внимание уделяли насаждениям интродуцированных растений, в связи с возможностью ввоза с ними чужеродных для республики фитопатогенов. Идентификацию возбудителей болезней проводили по общепринятым в фитопатологии и микологии методикам (Методы экспериментальной микологии, 1982). Таксономическое описание фитопатогена дано в соответствии с актуальными данными базы данных CABI «Index Fungorum».

В данной работе приведены результаты изучения встречаемости опасного патогена хвойных пород – гриба *Gremmeniella abietina* (Lagerb.) M. Morelet [= *Scleroderma lagerbergii* Gremmen] – в насаждениях Беларуси.

Опасность склеродериевого, или побегового, рака хвойных пород известна довольно давно. Болезнь широко распространена по всему миру (Systematic Mycology and Microbiology Laboratory Fungus-Host Distributions Database; EPPO Global Database; PM 7/92). Гриб поражает, в основном, разные виды сосен, также встречается и на других хвойных породах (ель, пихта, лиственница,

псевдотсуга) (Крутов, 1979; Дорожкин, Федоров, 1982; Василюскас, 1991; Соколова, Галасьева, 2005). Склеродериоз распространен в России, главным образом, в северо-западных районах страны, в Поволжье, Сибири. Встречается и в средней полосе России, где поражает чаще всего сосну обыкновенную, но также встречается и на пихтах, елях, лиственницах (Семенкова, 2004).

Болезнь поражает почки, а также молодые, главным образом, верхушечные, побеги, хвою. Весной хвоя становится красноватой и повисает на стволике в виде зонтика, затем засыхает и осыпается, верхушечная почка отмирает. На побегах отмечается кольцевой некроз, на ветвях и стволах образуются раковые язвы. В результате болезнь приводит к отмиранию хвои, веточек, суховершинности побегов. В пораженных лесных культурах сосны обыкновенной отмечается усыхание и деформация побегов, кольцевой некроз ветвей и стволов, образование раковых язв, иногда гибель саженцев. Наибольший вред гриб причиняет сеянцам в питомниках и сосновым молоднякам (Крутов, 1979; Соколова, Галасьева, 2005).

На присутствие склеродериоза в Беларуси указывали еще Дорожкин Н. Ф. и Федоров В. Н. (1982) в 80-е гг. 20 века, которые выявили поражение грибом *Scleroderris lagerbergii* растений лиственницы сибирской. При этом авторы отмечали, что гриб встречался в местах раковых язв довольно редко и при искусственном заражении приводил к возникновению небольших некрозов. В дальнейшем не было сообщений о росте заболеваемости хвойных пород склеродериозом в республике.

Исходя из сведений о высокой степени развития склеродериоза в питомниках на европейской части России, мы с 2006 по 2015 гг. проводили детальное фитопатологическое обследование сеянцев и саженцев хвойных пород в лесных питомниках республики. Особое внимание уделяли сеянцам, имеющим характерные симптомы проявления склеродериоза, подробно описанные Э. С. Соколовой и Т. В. Галасьевой (2005). Все сеянцы и саженцы хвойных пород с признаками отмирания верхушечной почки, некрозами коры стволиков и побуревшей хвоей тщательно исследовались в полевых и лабораторных условиях. На пораженных частях сеянцев мы не обнаруживали ни плодовых тел, ни конидиом гриба *S. lagerbergii*, как во время взятия образцов, так и впоследствии. Результаты наших исследований позволяют сделать заключение, что склеродериоз на сосне обыкновенной в питомниках республики отсутствует или почти не встречается. Наши выводы согласуются с результатами молекулярно-генетической диагностики грибных болезней в лесных питомниках Беларуси (Баранов и др., 2012; Пантелеев и др., 2016).

При изучении фитопатологической ситуации в лесных культурах республики Беларусь, которое проводилось нами в 2011–2015 гг., явных признаков развития склеродериоза мы не обнаружили в посадках сосны обыкновенной, ели европейской, пихты белой, лиственницы. Лишь при обследовании древесных насаждений лесопарковой зоны г. Минск мы в 2011 г. обнаружили склеродериоз на самосеве сосны обыкновенной (возраст 6–8 лет). Отмечалось отмирание 2–3 молодых побегов, образование на усыхающих побегах небольших по размерам вытянутых ран, с потеками смолы, пикниды на коре и хвое отсутствовали. Последующее изучение (микроскопирование) пораженной коры позволило обнаружить апотеции гриба. Они имели вид темно-бурых бородавочек диаметром около 1,6–1,8 мм, вмещающих булавовидные сумки, размером 100–120 × 9,8 мкм. В них размещалось по 8 аскоспор. Аскоспоры бесцветные, овально-ветереновидные с 2–3 поперечными перегородками, размером 14–22 × 4–4,8 мкм. Степень распространенности склеродериоза в данном месте была низкая, не более 5 %, вредоносность – невысокая, 1–3 побега на одном дереве. Обследования лесных культур сосны обыкновенной на пораженность болезнями побегов и стволов, проведенные Н. О. Азовской (2014), подтвердили выводы о том, что склеродериоз является редким заболеванием сосны обыкновенной в искусственных лесных насаждениях в Республике Беларусь.

Наряду с изучением патогенной микрофлоры местных видов растений, мы также изучали распространение и развитие новых опасных болезней на хвойных видах интродуцентов, произрастающих в городских насаждениях республики, в дендропарках и декоративных питомниках. Особое внимание уделялось некрозно-раковым болезням разных видов сосны (2-х, 3-х и 5-ти хвойные сосны), ели, пихты и лиственницы, которые по данным ряда авторов поражаются склеродериозом в разных странах мира (Жуков, 2010; Соколова, Колганихина, 2009).

По результатам проведенной нами работы не выявлено широкого распространения патогенного гриба *S. lagerbergii* в искусственных насаждениях республики. В 2016–2017 гг. при обследовании дендрологической коллекции ЦБС НАН Беларуси были выявлены случаи поражения

склеродерриозом разных видов интродуцированных сосен, возраст деревьев составляет более 60 лет. Так, отмечено поражение ветвей в нижней части кроны у сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica*), сосны жесткой (*Pinus rigida*), сосны желтой (*Pinus ponderosa*). Каких-либо заметных некротических ран и язв на пораженных побегах не наблюдалось. Характерной особенностью поражения было пожелтение и затем побурение хвои, которая долго не опадала; хорошо различимые плодовые тела и образования на побегах и хвое отсутствовали. Из пораженных побегов и хвои сосны кедровой сибирской, сосны желтой в лабораторных условиях наряду с грибом *S. lagerbergii* выделялся гриб *Sphaeropsis sapinea* (Fr.) Dyko & B. Sutton. Следует отметить, что распространенность склеродерриоза и степень развития болезни в дендрологической коллекции ботанического сада низкая. Заболевание отмечено на нескольких экземплярах сосны желтой и жесткой, растущих по соседству, и только на 2 растениях сосны кедровой сибирской, которая произрастает в группе из 7 деревьев.

Таким образом, по результатам проведенного многолетнего мониторинга можно заключить, что опасное заболевание сосен и других хвойных пород – склеродерриевый, или побеговый, рак, широко распространенный в странах-соседях Беларуси, пока не нашел широкого распространения в республике. Отсутствие болезни в питомниках и затем в лесных культурах мы объясняем высокой степенью защиты сеянцев и саженцев, проводимой по технологии с использованием современных системных фунгицидов, имеющих широкий спектр действия. Однако, мы полагаем, что в связи с высокой вредоносностью болезни, проведение мониторинга необходимо продолжать и усилить контроль за фитосанитарным состоянием растений в питомниках, находящихся на граничащих с соседними странами территориях.

Литература

Азовская Н. О. Обоснование мероприятий по снижению вредоносности инфекционного усыхания побегов сосны обыкновенной: автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук: 06.01.07; Институт защиты растений НАН Беларуси. 2014 г. 20 с.

Баранов О. Ю., Ярмолович В. А., Пантелеев С. В., Купреенко Д. Г. Молекулярно-генетическая диагностика грибных болезней в лесных питомниках // Лесное и охотничье хозяйство. 2012. № 6. С. 21–29.

Василюскас А. П. Грибные болезни интродуцированных хвойных пород в лесных культурах и зеленых насаждениях Литвы // Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов: матер. 2 Всесоюз. науч.-техн. конф. М., 1991. С. 144–145.

Головченко Л. А., Дишук Н. Г. Болезни хвойных растений в насаждениях Беларуси // Субтропическое и декоративное садоводство: сборник научных трудов / ФГБНУ ВНИИ ЦиСК; [редсов.: А. В. Рындин (гл. ред.) и др.]. Сочи: ФГБНУ ВНИИ ЦиСК, 2017. Вып. 63. С. 159–165.

Головченко Л. А., Дишук В. А., Тимофеева Н. Г., Ярук И. В. Инвазии чужеродных видов патогенных грибов в насаждениях Беларуси // Роль ботанических садов и дендрариев в сохранении, изучении и устойчивом использовании разнообразия растительного мира: матер. Междунар. научн. конф., посвящен. 85-летию Центрального ботанического сада НАН Беларуси, Минск, 6–8 июня 2017 г. В 2-х ч. Ч. 2 / НАН Беларуси; Центр. ботанич. сад; редкол.: В. В. Титок и [др.]. Минск: Медисонт, 2017. С. 375–378.

Дорожкин Н. А. Микофлора раковых образований лиственницы сибирской и некоторые биологические особенности *Lachnellula wilkommii* (Hart.) Dennis / Н. А. Дорожкин, В. Н. Федоров // Микология и фитопатология. 1982. Т. 16. Вып. 3. С. 273–276.

Жуков А. М. Проблемы использования растений-экзотов в лесных культурах и в озеленении // Лесной вестник. 2010. № 5. С. 32–37.

Жуков А. М., Гниненко Ю. И. Развитие лесной фитопатологии и новые угрозы для лесов России // Лесохозяйственная информация. 2014. № 4. С. 13–24.

Интерактивный мультимедийный определитель наиболее распространенных болезней в лесном фонде, питомниках и дендропарках [Электронный ресурс]. Минск, 2014. Режим доступа: <http://cd.intelico.info/>. Дата доступа: 15.03.2016.

Крутов В. И. О паразитной микофлоре искусственных фитоценозов сосны на вырубках Карельской АССР и Мурманской области // Микология и фитопатология. 1979. Т. 13. вып. 4. С. 342–349.

Методы экспериментальной микологии: Справочник / И. А. Дудка [и др.]; под общ. ред. В. И. Билай. Киев: Наукова думка, 1982. 550 с.

Пантелеев С. В., Баранов О. Ю., Рубель И. Э., Ярмолович В. А., Дишук Н. Г., Середич М. О. Болезни посадочного материала хвойных пород с закрытой корневой системой в постоянных питомниках Могилевской области по данным молекулярно-фитопатологического обследования // Труды БГТУ. 2016. № 1. С. 172–176.

- Семенкова И. Г. Фитопатология: Учебное пособие. М.: МГУЛ, 2004. 226 с.
- Соколова Э. С., Галасьева Т. В. Грибные болезни хвойных пород в питомниках и молодняках. М.: ГОУ ВПО МГУЛ, 2005. 43 с.
- Соколова Э. С., Колганихина Г. Б. Грибные болезни древесных интродуцентов в насаждениях Москвы и Подмосковья // Лесной вестник. 2009, № 5. С. 145–153.
- Тимофеева В. А. и др. Болезни и вредители декоративных растений в насаждениях Беларуси / НАН Беларуси, Центральный ботанический сад; рецензенты Н. В. Гетко, Л. И. Трепашко. Минск: Бел. навука, 2014. 185 с.
- Чужеродные виды на территории России [Электронный ресурс]. 2004-2018. Кабинет «Биоинформатики и моделирования биологических процессов» ИПЭЭ РАН, 2004-2018. Режим доступа: <http://www.sevin.ru/invasive>. Дата доступа: 09.02.2016.
- EPPO (2016) EPPO Global Database [Electronic resource]. Mode of access: <https://gd.eppo.int>. Date of access: 02.12.2016.
- Index Fungorum [Electronic resource]. Mode of access: <http://www.indexfungorum.org/Names/Names.asp>. Date of access: 02.12.2016.
- Systematic Mycology and Microbiology Laboratory Fungus-Host Distributions Database. U.S. Department of Agriculture, Agricultural Research Service [Electronic resource]. Mode of access: <https://nt.ars-grin.gov/fungalDATABASES/fungushost/fungushost.cfm>. Date of access: 06.12.2016.
- PM 7/92 (1). *Gremmeniella abietina*. Bulletin OEPP / EPPO Bulletin. 2009. Vol. 39. P. 310–317.

ЧИСТЫЕ КУЛЬТУРЫ ЛЕСНЫХ МАКРОМИЦЕТОВ

Дьяков М. Ю., Воронко О. В.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, tax_fungi@mail.ru

Макромицеты — обширная не таксономическая группа грибов, характеризующаяся плодовыми телами макроскопических размеров. К ним относятся главным образом представители сумчатых и базидиальных грибов. К настоящему времени предполагается наличие на нашей планете более 150 000 видов только агарикоидных представителей этой группы (Вассер, 2016). В последние 2 десятилетия благодаря бурному развитию методов молекулярной биологии и биотехнологии интерес к этой достаточно обширной, но не достаточно изученной группе грибов существенно возрос. В первую очередь актуальны исследования богатого спектра метаболитов, ценных для различных сфер деятельности человека. Достаточно упомянуть о сельскохозяйственных фунгицидах стробилюринах, занимающих в настоящее время лидирующую позицию по мировому производству среди аналогов. Первый стробилюрин был получен из чистой культуры гриба *Strobilurus tenacellus* (Pers.) Singer. (Anke, Oberwinkler, 1977). Макромицеты обладают способностью быстро накапливать биомассу, богатую белками, витаминами, насыщенными жирными кислотами и другими физиологически активными веществами. Современные исследования макромицетов, упоминаемых в древневосточных трактатах в качестве медикаментозных средств открыли ряд новых направлений в фармакологии. Более того, спектр видов макромицетов, продуцирующих фармакологически ценные соединения, в настоящее время значительно расширен (Биско и др., 2011). Экзоферменты макромицетов разрушают широкий спектр органических полимеров и стойких соединений, являющихся опасными контаминантами природных и антропогенных экосистем. Это далеко не полный перечень возможностей использования различных представителей данной группы грибов в хозяйственной деятельности человека.

В лесных экосистемах макромицеты занимают особую роль. Во-первых, ксилотрофные макромицеты — основной деструктор древесных органических полимеров, лигнина и целлюлозы. Во-вторых, грибы-микоризообразователи обеспечивают нормальную жизнедеятельность древесных растений, т. е. создают основу для формирования древостоя. Учитывая все вышесказанное, очевидно, что именно лесные экосистемы — главный резерват биологического материала для развития разнообразных грибных биотехнологий.

В данном коротком сообщении речь пойдет о коллекции чистых культур макромицетов кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова.

Материалы и методы. Сборы образцов плодовых тел макромицетов проводили в рамках Якутско-Магаданской экспедиции (Якутск – Оймякон – Сусуман – Старый сусуманский тракт – Ягодное – Магадан, окрестности Магадана), в Адыгее (в рамках Международной научной конференции «Современные технологии в изучении биоразнообразия и интродукции растений», Ростов-на-Дону, 17–21 октября 2017 г.), в Тверской области (окрестности г. Савелово).

Изолирование чистых культур из образцов плодовых тел макромицетов в полевых условиях проводили тканевым методом на агаризованную питательную среду на основе неохмеленного пивного сусла в пластиковых пробирках над пламенем спиртовки. Каждый образец плодовых тел фотографировали и гербаризировали на бытовой сушилке при температуре 40 °С.

Далее чистые культуры макромицетов пересевали на аналогичную питательную среду в чашках Петри. При наличии контаминации после изоляции тканевой культуры из плодового тела, проводили пересев на питательные среды, содержащие антибиотические препараты широкого спектра действия (ампициллин, цефтриаксон, рифампуцин) и/или фунгицид фундазол, обладающий высокой эффективностью против сумчатых грибов. Хранение чистых культур макромицетов проводили на агаризованной питательной среде в стеклянных пробирках под ватно-марлевой пробкой при температурах +2 °С – +5 °С, и на агаровых блоках в пластиковых криопробирках при температурах (–70 °С – –95 °С).

Результаты и обсуждение. За вегетативный сезон 2017 года было собрано 106 образцов плодовых тел макромицетов, из которых изолировано 37 чистых культур макромицетов. Основная часть чистых культур изолировано в период Якутско – Магаданской экспедиции (27 штаммов).

Полученные чистые культуры макромицетов представляют различные таксономические группы (табл. 1). Они принадлежат 2 отделам (Ascomycota и Basidiomycota), 8 порядкам, 19 семействам, 25 родам и 30 видам.

Таблица 1. Таксономическая принадлежность чистых культур макромицетов, полученных в 2017 г. из природных экосистем

Наименование порядков	Кол-во штаммов	Наименование семейств	Кол-во штаммов
Agaricales	21	Agaricaceae	4
		Fistulinaceae	1
		Hymenogastraceae	1
		Lyophyllaceae	2
		Omphalotaceae	2
		Physalacriaceae	3
		Pleurotaceae	3
		Psathyrellaceae	1
		Strophariaceae	2
		Не ясна таксономическая принадлежность	2
Boletales	2	Suillaceae	3
Helotiales	1	Chlorociboriaceae	1
Phallales	1	Phallaceae	1
Polyporales	7	Fomitopsidaceae	1
		Ganodermataceae	2
		Meruliaceae	1
		Polyporaceae	3
Rhytismatales	2	Cudoniaceae	2
Russulales	1	Hericiaceae	1
Xylariales	1	Hypoxylaceae	1
Всего — 8		19	37

Распределение изолированных культур по эколого-трофическим группам представлено в табл. 2. Преобладающее большинство штаммов относятся к ксилотрофным сапротрофам.

Таблица 2. Эколого-трофическая характеристика чистых культур макромицетов

Эколого-трофические группы	Кол-во штаммов
Копротрофы	2
Гумусовые сапротрофы	6
Подстилочные сапротрофы	4
Ксилотрофные сапротрофы	18
Паразиты древесных растений	4
Микоризообразователи	3

Сапротрофные и паразитические ксилотрофные грибы (22 штамма) являются продуцентами лигнино- и целлюлозолитических ферментов.

Ряд культур (*Fistulina hepatica*, *Flammulina velutipes*, *Ganoderma lucidum*, *Hericius erinaceus*, *Pleurotus ostreatus*) являются культивируемыми видами, т.е. могут представлять интерес, как потенциальные объекты грибоводства.

Культуры некоторых видов макромицетов обладают высокой скоростью вегетативного роста, приятным запахом и/или вкусом (*Flammulina velutipes*, *Hericius erinaceus*, *Mycetinis alliaceus*, *M. scorodonius*, *Pholiota aurivella*, *Pleurotus ostreatus*, *Lentinus levis*), что может представлять интерес для различных пищевых биотехнологий.

Культуры таких видов, как *Fistulina hepatica*, *Flammulina velutipes*, *Ganoderma lucidum* и *Hericius erinaceus* содержат фармакологически ценные соединения.

Таким образом, почти все изолированные чистые культуры макромицетов представляют потенциальный интерес для различных направлений биотехнологии.

Литература

Бисько Н. А., Бабицкая В. Г., Митропольская Н. Ю. Медико-биологические исследования некоторых видов съедобных и лекарственных грибов // Биологические свойства лекарственных макромицетов в культуре / Ред. С. П. Вассер. Альтерпресс, Киев, 2011. Т. 1. С. 135–163.

Вассер С. П. Наука о лекарственных грибах: современные перспективы, достижения и проблемы // Макромицеты: лекарственные свойства и биологические особенности / Ред. И. Габриэль. Киев: Наукове видання. 2016. С. 7–40.

Anke T., Oberwinkler F. The strobilurins – new antifungal antibiotics from the basidiomycete *Strobilurus tenacellus* (Pers. ex Fr.) Sing. J Antibiot. 1977. P. 806–810.

МИКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НА ТЕРРИТОРИИ АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

Ежов О. Н.¹, Змитрович И. В.², Ершов Р. В.¹

¹ Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики РАН,
olegezshik@gmail.com

² Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, iv_zmitrovich@mail.ru

Микологические исследования на территории Архангельской обл. были начаты 15 лет назад. В настоящем сообщении подводятся итоги изучения афиллофоровых грибов и некоторых других групп агарикомицетов на этой территории, а также проводится предварительная структурно-таксономическая и экологическая характеристика выявленного видового состава.

До недавнего времени микобиота Архангельской обл. относилась к числу одной из наименее изученных в Российской Федерации. Скудные сведения о нахождении на данной территории представителей афиллофоровых грибов имеются в определителях М. А. Бондарцевой, Э. Х. Пармasto (1986) и М. А. Бондарцевой (1998), а также ряде других публикаций (Kõljalg, 1996; Niemelä et al., 2001). В последние десятилетия были исследованы Кожозерский природный парк, где выявлено 176 видов из этой группы (Руоколайнен, 2006), Пинежский (долина р. Юрас) – 189 видов (Коткова, 2009) и Красноборский (бассейн реки Сетра) районы – 197 видов (Коткова, 2014).

Начиная с 2004 г. исследования развернуты на территории заповедника «Пинежский», национального парка «Кенозерский», ландшафтного заказника «Мудьюгский», Соловецкого государственного историко-архитектурного и природного музея-заповедника, архипелага «Кийский»,

Вельского, Виноградовского, Плесецкого, Шенкурского, Котласского и Приморских районов. В сотрудничестве с национальным парком «Русская Арктика» проведены исследования на архипелаге Земля Франца Иосифа.

В настоящее время Архангельская обл. характеризуется высокой степенью изученности группы афиллофоровых грибов: в Ленинградской обл./Санкт-Петербурге известно 783 вида, Архангельской обл. – 560 видов и Республики Карелия – 520 видов. Пинежский заповедник относится к наиболее изученным федеральным ООПТ (333 вида), занимая по этому показателю 3-е место, уступая только Центральному-Лесному (411 видов) и Нижне-Свирскому (354 вида) заповедникам (Большаков и др., 2017).

На территории Архангельской обл. на данный момент известно более чем о 600 видах афиллофоровых грибов и порядка 110 видах из других систематических групп (Ежов, 2013 и неопубликованные данные). Наибольшее число видов отмечено для заповедника «Пинежский» (359 видов), Соловецкого архипелага (309 видов), Плесецкого района (Емцовский учебно-опытный лесхоз, окрестности ж/д станции Шелекса, 279 видов), Шенкурский района (285 видов) и Национальный парка «Кенозерский» (212 видов) (Ежов, Руоколайнен, 2016; Ежов, неопубликованные данные).

Наибольшее число видов отмечено на основных лесообразующих древесных породах – осине (245 видов), ели (224 вида), сосне (209 видов), березе (184 вида), лиственнице (129 видов) и пихте (68 видов). Несколько меньшее число видов отмечено на подлесочных породах – иве (127 видов), ольхе (125 видов), рябине (763 вида), можжевельнике (60 видов), черемухе (32 вида), жимолости (4 вида), смородине и спирее (по 1 виду).

К настоящему времени на территории области отмечено 53 вида, входящих, как в Красную книгу Архангельской обл., так и сопредельных территорий (Вологодская и Мурманская области, Республики Карелия и Коми): *Anomoporia albolutescens*, *A. bombycina*, *Antrodia crassa*, *A. mellita*, *A. pulvinascens*, *Aporpium caryae*, *Asterostroma laxum*, *Cantharellus cibarius*, *Ceriporiopsis resinascens*, *Clavariadelphus pistillaris*, *C. truncatus*, *Climacodon septentrionalis*, *Craterellus cornucopioides*, *Crustoderma longicystidium*, *Dentipellis fragilis*, *Dichomitus squalens*, *Diplomitoporus crustulinus*, *Favolus pseudobetulinus*, *Flaviporus citrinellus*, *Fomitopsis cajanderi*, *F. officinalis*, *Junghuhnia collabens*, *J. pseudozilingiana*, *Ganoderma lucidum*, *Gloeophyllum protractum*, *Gloiodon strigosus*, *Grifola frondosa*, *Haploporus odoratus*, *Hericium cirrhatum*, *H. coralloides*, *Kavinia albobiridis*, *Laetiporus sulphureus*, *Laurilia sulcata*, *Lentaria afflata*, *Leptoporus mollis*, *Oligoporus persicinus*, *Onnia tomentosa*, *Parmastomyces mollissimus*, *Peniophora septentrionalis*, *Perenniporia tenuis*, *Phellinidium sulphurascens*, *Phlebia coccineofulva*, *Polyporus umbellatus*, *P. hibernica*, *Punctularia strigosozonata*, *Pycnoporellus alboluteus*, *P. fulgens*, *Radulodon erikssonii*, *Ramaria apiculata*, *Rigidoporus crocatus*, *Sidera lenis*, *Thelephora palmata* и *Tomentella crinalis*.

На территории Архангельской обл. в результате проведенных нами исследований зарегистрировано 46 индикаторных видов (табл.), из которых 30 являются индикаторами старовозрастных и 16 – очень старых еловых и сосновых лесов (Kotiranta, Niemelä, 1996).

Индикаторные виды афиллофоровых грибов на территории Архангельской обл.

Старовозрастные леса (30 видов)	Девственные леса (16 видов)
<i>Anomoporia bombycina</i> , <i>A. kamtschatica</i> , <i>Antrodia pulvinascens</i> , <i>Asterodon ferruginosus</i> , <i>Cabalodontia cretacea</i> , <i>Chaetoderma luna</i> , <i>Crustoderma dryinum</i> , <i>Fomitopsis rosea</i> , <i>Gloiodon strigosus</i> , <i>Gloeoporus taxicola</i> , <i>Inonotus leporinus</i> , <i>Junghuhnia luteoalba</i> , <i>Leptoporus mollis</i> , <i>Perenniporia subacida</i> , <i>Phaeolus schweinitzii</i> , <i>Phellinidium ferrugineofuscum</i> , <i>Phellopilus nigrolimitatus</i> , <i>Phellinus chrysoloma</i> , <i>Ph. lundellii</i> , <i>Ph. viticola</i> , <i>Postia guttulata</i> , <i>P. lateritia</i> , <i>P. leucomallata</i> , <i>P. sericeomollis</i> , <i>Porodaedalea pini</i> , <i>Pseudomerulius aureus</i> , <i>Pycnoporellus fulgens</i> , <i>Rhodonia placenta</i> , <i>Sistotremastrum suecicum</i> , <i>Skeletocutis odora</i>	<i>Amylocystis lapponica</i> , <i>Antrodia albobrunnea</i> , <i>A. crassa</i> , <i>Crustoderma corneum</i> , <i>Cystostereum murrayi</i> , <i>Dichomitus squalens</i> , <i>Diplomitoporus crustulinus</i> , <i>Junghuhnia collabens</i> , <i>Flaviporus citrinellus</i> , <i>Gloeophyllum protractum</i> , <i>Laurilia sulcata</i> , <i>Phlebia centrifuga</i> , <i>Postia hibernica</i> , <i>Sidera lenis</i> , <i>Skeletocutis jelicii</i> , <i>S. stellae</i>

Полученная сумма в 62 балла по шкале скандинавских микологов свидетельствует об особой ценности лесных массивов области.

На наш взгляд, для лесов севера Русской равнины необходимо дополнить и расширить список индикаторных видов афиллофоровых грибов. Необходимость связана с наличием в древостоях лиственницы, пихты, осины, березы и ивы. Разработку такой шкалы необходимо проводить для всей территории севера Русской равнины с учетом региональных особенностей.

На наш взгляд, в такой список применительно к Архангельской обл. необходимо включить *Amylocorticium subsulphureum*, который встречается в частности на осине, *Amylostereum chailletii* (лиственница, сосна), *Athelia epiphylla* (лиственница, осина), *Antrodia macra* (осина), *A. mellita* (осина), *A. ramentacea* (сосна), *Fomitopsis officinalis* (лиственница), *F. cajanderi* (ель, лиственница), *Inonotopsis subiculosa* (ель), *Kavinia albobiridis* (осина, береза), *Laetiporus sulphureus* (сосна, лиственница, ива), *Haploporus odoratus* (ива), *Neofavolus alveolarius* (осина), *Oligoporus persicinus* (ель), *Osteina obducta* (лиственница), *Oxyporus obducens* (осина), *Phlebia coccineofulva* (береза), *Ph. ochraceofulva* (осина), *P. pseudobetulinus* (осина), *Postia ceriflua* (сосна), *P. ptychogaster* (лиственница), *P. rennyi* (лиственница, сосна), *Pycnoporellus alboluteus* (ель), *Rigidoporus crocatus* (береза), *Radulodon erikssonii* (береза, осина).

Индикаторные виды наиболее чувствительны к изменениям лесной среды, поэтому требуют продолжения мониторинга и определенного режима охраны.

Микологические исследования на территории национального парка «Русская Арктика» (архипелаг Земля Франца Иосифа), расположенного в зоне полярных пустынь, активно проводились в последнее пятилетие. Биота на данной территории представляет собой уникальный природный комплекс, сформировавшийся на полярном пределе жизни. Макромицеты в примитивных перигляциальных экосистемах этой зоны играют существенную роль, регулируя влагообеспеченность водорослевых матов, разлагая тонкий слой моховой дернины и формируя эктомикоризу полярных ив и дриад (Матвеева и др., 2015). По сравнению со многими другими группами живых организмов, они изучены недостаточно и очень неравномерно.

Первые микологические сборы на архипелаге были выполнены Гарри Фишером (H. Fischer) в 1895–1896 гг. в экспедиции Джексона–Хармсуорта 1894–1897 гг. (Каратыгин и др., 1999). В работе Линда (Lind, 1934) приводятся данные о 6 видах нелихенизированных сумчатых грибов – *Davidiella allicina*, *Didymella glacialis*, *Lewia scrophulariae*, *Mycosphaerella recutita*, *Selenophoma drabae*, *Septoria punctoidea*, найденных на различных сосудистых растениях. Позднее при обработке сборов лишайников Л. И. Савича был определен ряд видов лихенофильных сумчатых грибов: *Dactylospora rinodinicola*, *Pronectria solorinae* (Zhurbenko, Santesson, 1996), *Odontotrema santessonii* (Diederich et al., 2002) и *Arthonia pannariae* (Zhurbenko, Grube, 2010). Во время экспедиции 1994 г. на о-вах Галля (м. Тегетхоф), Нортбрука (м. Флора), Кейна было найдено 40 видов психрофильных олиготрофных анаморфных грибов, из них 13 видов было определено лишь до рода (Bergero et al., 1999). Данные о базидиальных грибах (Basidiomycota) до последнего времени были менее представительны. Имелись данные о находке ржавчинного гриба *Melampsora epitea* на листьях *Salix polaris* (Каратыгин и др., 1999).

Первые находки грибов рода *Galerina* были сделаны Л. С. Говорухой в 1957 г. на островах Винер-Нейштадт (м. Васильева) и Чампа, а также В. Д. Александровой в 1959 г. на о. Земля Александры. В 2011 г. на о. Земля Александры, на завезенной в 1975 г. древесине (бревна осины) были отмечены интересные находки – обнаружены плодовые тела *Trametes ochracea* и *Funalia trogii* (Ежов и др., 2012).

За годы исследований список агарикомицетов на территории архипелага пополнился новыми видами: *Arrhenia auriscalpium*, *A. lobata*, *A. obatra*, *A. rickenii*, *A. spathulata*, *Clitocybe dryadicola*, *C. festiva*, *Cortinarius decipiens*, *C. obtusus*, *C. polaris*, *Galerina arctica*, *G. pumila*, *G. tibiicystis*, *G. subclavata*, *G. vittiformis*, *Hebeloma gigaspermum*, *H. marginatulum*, *H. remyi*, *Lichenomphalia alpina*, *L. velutina*, *P. montana*, *Naucoria salicis*, *Pseudomphalina pachyphylla*, *Psilocybe coprophila*, *L. umbellifera* и 2 видами пециномицетов – *Peziza arenaria*, *P. cerea*.

К настоящему времени на территории архипелага ЗФИ (15 островов) имеются данные о 99 видах высших грибов, принадлежащих к отделам Ascomycota (74 вида) и Basidiomycota (25 видов). Они образуют микоризу с полярной ивой, развиваются в качестве биотрофов на сухих и отмерших частях лишайников, мхов и сосудистых растений, часть видов встречаются в почве в качестве гумусовых сапротрофов.

Все годы изучения афиллофороидных грибов на территории Архангельской обл. сопровождалось накоплением данных по представителям других групп агарикомицетов и сумчатых макромицетов.

Отмечены 22 вида аскомицетов (*Aleuria aurantia*, *Chlorociboria aeruginascens*, *Daldinia concentrica*, *Hypoxylon fuscum*, *Otidea onotica*, *Peziza echinospora*, *Rhizina undulata* и др.), 5 видов дакримицетов (*Calocera cornea*, *C. furcata*, *C. viscosa*, *Cerinomyces crustulinus*, *Dacrymyces*

chrysocomus) и 86 видов агарикомицетов (*Armillaria borealis*, *Exidia cartilaginea*, *Exidiopsis calcea*, *Kuehneromyces mutabilis*, *Lactarius deliciosus*, *L. deterrimus*, *L. flexuosus*, *L. helvus*, *L. torminosus*, *Leccinum aurantiacum*, *L. scabrum*, *Lycoperdon mammiforme*, *Merismodes anomala*, *Pseudohydnum gelatinosum*, *Russula claroflava*, *R. paludosa*, *R. vesca*, *Suillus grevillei*, *S. luteus*, *S. variegatus* и др.).

Исследования проводились в рамках ФНИР Института биогеографии и генетических ресурсов Федерального исследовательский центр комплексного изучения Арктики РАН «Структура и изменчивость популяций лесных сообществ на приарктических территориях Севера Русской равнины» (№ 0409-2015-0141).

Настоящее исследование состоялось благодаря помощи и содействию А. В. Руоколайнен (Институт леса КарНЦ РАН), Д. А. Косолапова (Институт биологии КомиНЦ РАН), Л. В. Пучниной (ФГБУ «Заповедник «Пинежский»), М. В. Гаврило. Всем им авторы чрезвычайно признательны.

Литература

Большаков С. Ю., Волобуев С. В., Ежов О. Н., Потапов К. О. Чек-лист афиллофороидных грибов Европейской части России: первые результаты // Современная микология в России. Том 6 / Ред. Ю. Т. Дьяков, Ю. В. Сергеев. М.: Нац. акад. микол., 2017. С. 120–122.

Бондарцева М. А. Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые. Вып. 2: Семейства альбатрелловые, апорпиевые, болетопсиевые, бондарцевиевые, ганодермовые, кортициевые (виды с порообразным гименофором), лахнокладиевые (виды с трубчатым гименофором), полипоровые (роды с трубчатым гименофором), пориевые, ригидопоровые, феоловые, фистулиновые. СПб.: Наука, 1998. 391 с.

Бондарцева М. А., Пармasto Э. Х. Определитель грибов СССР. Порядок Афиллофоровые. Вып. 1: Семейства гименохетовые, лахнокладиевые, кониофоровые, щелелистниковые. Л.: Наука, 1986. 192 с.

Ежов О. Н., Руоколайнен А. В. Видовое разнообразие афиллофоровых грибов Валаамского и Соловецкого архипелагов (Республика Карелия, Архангельская область) // Труды КарНЦ РАН. 2016. № 1. С. 68–83.

Ежов О. Н. Афиллофоровые грибы Архангельской области. Екатеринбург: РИО УрО РАН, 2013. 276 с.

Ежов О. Н., Еришов Р. В., Змитрович И. В. О находках базидиомицетов в условиях арктической пустыни (Земля Франца-Иосифа) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический, 2012. Т. 117. Вып. 4. С. 81–83.

Каратыгин И. В., Нездойминого Э. Л., Новожилов Ю. К., Журбенко М. П. Грибы Российской Арктики. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургской государственной химико-фармацевтической академии, 1999. 212 с.

Коткова В. М. Афиллофоровые грибы (Basidiomycota) в лесных экосистемах бассейна реки Сетра (Архангельская область) // Новости систематики низших растений. 2014. Т. 48. С. 130–145.

Коткова В. М. Афиллофороидные грибы в лесных экосистемах бассейна реки Юрас (Архангельская область) // Микология и фитопатология. 2009. Т. 43. Вып. 2. С. 114–124.

Растения и грибы полярных пустынь северного полушария / Отв. ред. докт. биол. наук Н. В. Матвеева. СПб: МАРАФОН, 2015. 320 с.

Руоколайнен А. В. Афиллофороидные грибы // Природа и историко-культурное наследие Кожозерья. Под ред. В. А. Ефимова. Архангельск: УрО РАН, 2006. С. 57–75.

Bergero R., Girlanda M., Varese G. C., Intilt D., Luppi A. M. Psychrooligotrophic fungi from Arctic soils of Franz Joseph Land // Polar Biology. 1999. N 21. P. 361–368.

Diederich P., Zhurbenko M., Etayo J. The lichenicolous species of *Odontotrema* (syn. *Lethariicola*) (Ascomycota, Ostropales) // Lichenologist. 2002. Vol. 34. N 6. P. 479–501.

Kõljalg U. *Tomentella* (Basidiomycota) and related genera in Temperate Eurasia. Oslo: Fungiflora, 1996. 213 p.

Kotiranta H., Niemelä T. Uhanalaiset käävät Suomessa. Tonien, uudistettu painos. Helsinki: S. Y. E., 1996. 184 p.

Lind J. Studies on the geographical distribution of arctic circumpolar micromycetes // Det. Kgl. Danske Videns. Selsk. Biol. Medd. 1934. Vol. 11. N 2. P. 1–152.

Niemelä T., Kinnunen J., Lindgren M., Manninen O., Meittinen O., Penttilä R., Turunen O. Novelty and records of poroid Basidiomycetes in Finland and adjacent Russia // Karstenia, 2001. Vol. 41. P. 1–21.

Zhurbenko M. P., Grube M. *Arthonia pannariae* (Arthoniaceae, Arthoniales), a new lichenicolous fungus from northern Holarctic // Graphis Scripta. 2010. Vol. 22. P. 47–51.

Zhurbenko M. P., Santesson R. Lichenicolous fungi from the Russian Arctic // Herzogia. 1996. Vol. 12. P. 147–161.

АКТУАЛЬНЫЕ ЗАДАЧИ ЛЕСНОЙ ФИТОПАТОЛОГИИ НА СЕВЕРО-ЗАПАДНОМ КАВКАЗЕ

Жуков Е. А., Щуров В. И., Бондаренко А. С.

Филиал Рослесозащита – Центр защиты леса Краснодарского края, czl23@yandex.ru

Государственные леса Северо-Западного Кавказа в границах Краснодарского края на площади почти 2000 тыс. га представлены многочисленными типами и формациями, как охраняемыми на землях ООПТ, так и подверженными значительной антропогенной нагрузке. Широко распространены вторичные древесно-кустарниковые экосистемы, сформировавшиеся на месте продолжительного выпаса, расчистки/зарастания, пожаров, промышленных рубок, а также закладки лесных культур, в том числе из видов, интродуцированных с других континентов. Эдификаторы аборигенных лесных сообществ относятся к 10 родам лиственных и 4 родам хвойных деревьев. Леса произрастают от уровня Черного и Азовского морей до более 2000 м, на склонах разной экспозиции и крутизны, при разных температурных, влажностных и почвенных режимах, при норме атмосферных осадков от 350 до более 3500 мм в год. Современные западнокавказские леса существенно разнятся по среднему возрасту главной породы (иногда превышающему 300 лет), полноте, составу ярусов, продуктивности, скорости роста деревьев и запасу древесины. История эволюции этих экосистем гораздо дольше, чем средневропейских или бореальных, что подтверждает обилие эндемиков и реликтов в их составе. Эти естественные предпосылки, вкупе с привнесенной адвентивной составляющей дендрофлоры, обеспечили формирование богатой и разнообразной фитопатогенной микобиоты. Некоторые горные леса здесь подвержены периодическим экстремальным погодным явлениям (ветровалами, буреломами, снеголомам, ожеледи, подтоплениями), что, как правило, сопровождается увеличением плотности популяций насекомых-ксилофагов и грибов-ксилотрофов.

Современные задачи лесной фитопатологии на Северо-Западном Кавказе заключаются в получении полной и достоверной информации о санитарном состоянии лесов, наличии всех видов и типов фитопатологических угроз с целью организации карантинных, санитарно-оздоровительных, охранных и восстановительных (лесокультурных) мероприятий. В процессе государственного лесопатологического мониторинга наземными и дистанционными методами ведется выявление участков патогенеза, определение видового состава и происхождения вредных организмов, оценка средневзвешенного санитарного состояния древостоев основных пород, учет и инвентаризация очагов массового размножения карантинных, иных адвентивных, аборигенных хозяйственно-значимых видов грибов-патогенов как в природных лесах и их рукотворных аналогах, так в питомниках и декоративных насаждениях с участием интродуцированных экзотов. На территории Краснодарского края зафиксировано множество крупных и мелких хронических очагов гнилевых болезней леса, а также очагов поражения грибами популяций каштана съедобного, сосны пицундской, сосны крымской, самшита колхидского в лесном фонде на площади более 27,9 тыс. га (Обзор..., 2017), а с учетом лесов ООПТ – до 50 тыс. га (Жуков и др., 2014).

Обобщая собственные наблюдения (Щуров и др., 2017) и опубликованные сведения коллег (Придня, 2004; Колганихина, Аксенов, 2016) в настоящее время можно выделить несколько объектов пристального внимания лесной фитопатологии на Северо-Западном Кавказе: болезни реликтовых видов сосны (с. пицундской и с. крымской); гнили древесины субклимаксовых древостоев (бука, пихты, можжевельника); трахеомикозы дуба; комплекс листовых патогенов вымирающего самшита колхидского; лесохозяйственные мероприятия в очагах крифонектрии паразитической на каштане съедобном; контроль адвентивных фитопатогенов, проникающих с потоком интродуцируемых растений и угрожающих благополучию аборигенных лесов. Рассмотрим эти объекты подробнее.

Сложная ситуация в крае из года в год складывается с общим заболеванием и гибелью хвои, частей крон в лесах и искусственных насаждениях сосны пицундской, сосны крымской (оба вида в Красной книге РФ), вызываемых двумя экологически близкими видами грибов-патогенов – *Dothistroma septosporum* (телеоморфа – *Mycosphaerella pini*) и *Dothistroma pini*. Заболевание является хроническим, в ряде случаев носит неконтролируемый и катастрофический характер (Bulman, Musolin, 2016). Это хроническое, очаговое заболевание хвои сосны в крае ежегодно активизируется в ранневесенний период и связано, по всей видимости, с поздними заморозками, избыточными

дождями и низкими температурами. Заболевшая хвоя текущего года быстро желтеет, буреет, покрываясь характерными поперечными пятнистостями с образованием черных плодовых тел, практически полностью осыпается в июне – июле текущего года. В наиболее неблагоприятные годы погибает до 70 % хвои текущего года, до 80–90 % хвои второго и до 100 % третьего годов. Опадение хвои провоцирует изреживание кроны, угнетенное состояние и слабый рост деревьев, снижение прироста древесины, а также увеличение толщины подстилки, ведущее к росту пожарной опасности на Черноморском побережье восточнее Новороссийска.

Другим опасным заболеванием является грибок *Diplodia pinea*, вызывающий отмирание молодых и крупных побегов, почек и хвои сосен. Заражению и хроническому заболеванию подвержены преимущественно нижние части кроны сосны крымской, реже сосны пицундской и обыкновенной. От этого патогена страдает естественный подрост сосны (в возрасте до 10 лет), его гибель в отдельные годы может достигать 50–80 %. При поражении до 50 % кроны даже взрослое дерево сосны крымской высотой до 20 м усыхает. Площади хронических очагов названных заболеваний сосны практически полностью совпадают с площадями естественных и искусственных сосновых лесов на Черноморском побережье края. Они могут быть ограничены только применением химических средств защиты – опрыскиванием фунгицидами с использованием агротехнических и лесотехнических приемов. В России подобные меры в природных лесах с преобладанием этих видов сосны обычно невозможны, поскольку большинство массивов сосны крымской и сосны пицундской в Краснодарском крае и на Крымском полуострове относится к ООПТ.

Дубы в лесах Краснодарского края поражаются стволовыми и комлевыми гнилями, вызываемыми *Inonotus dryadeus*, *I. dryophilus*, *Phellinus robustus*, *Fomes fomentarius*, *Laetiporus sulphureus* (протяженные, обширные или локальные стволовые гнили); *Ph. torulosus*, *Ph. conchatus*, *Fistulina hepatica*, *Ganoderma lucidum*, *Armillariella mellea* (комлевые и корневые гнили). *Fistulina hepatica* имеет высокую численность в порослевых дубравах, регулярно повреждаемых низовыми пожарами. Дупла печеночницы образуются на комле дерева между корневыми лапами, плодовые тела в июне – октябре формируются внутри этих дупел. Комлевая древесина при этом теряет механические свойства. *Ganoderma lucidum* также оказался широко распространенным вредоносным дереворазрушающим грибом с высокой численностью, что не помешало включить его в третье издание Красной книги Краснодарского края (2017). В основном поражает дубы в возрасте 50–70 лет, в том числе в искусственных древостоях, вызывая скрытые гнили корневой системы. Отпад деревьев в средневозрастной дубраве в результате жизнедеятельности названного комплекса ксилотрофных грибов может достигать 20–40 %. До 10–20 % деревьев твердолиственных и мягколиственных пород среднего и старшего возраста в дубовых формациях погибает от опенка осеннего.

В буковых лесах доминирует гнили, вызванные *Fomes fomentarius*, часто встречается *Pleurotus ostreatus*, другие ксилотрофные виды Agaricales. На ясене обыкновенном в крае распространена центральная стволовая гниль, вызываемая *Inonotus hispidus*. На фисташке туполистной регулярно встречается *Phellinus rimosus*. На грабе восточном, иве, тополе, осине, березе обычны *Ph. igniarius*, *Ph. tremulae*. На соснах среднего и старшего возраста обширные гнили вызывает *Phellinus pini*, комлевые – *Fomitopsis pinicola*. Наиболее сильно поражаются монопородные, одно-возрастные средневозрастные древостои, вышедшие из-под рубок 50–100 летней давности, где всеми типами и видами гнилей бывает заражено до 70–90 % деревьев. Максимальная интенсивность разрушения древесины грибами выявлена в старовозрастных древостоях можжевельника высокого, исключенных из рубки более века. Так, на полуострове Абрау *Pyrofomes demidoffi* (внесенный в Красную книгу Краснодарского края) формирует базидиомы на 40 % деревьев, скрытая гниль присутствует, очевидно, в 60–85 % стволов *Juniperus excelsa* диаметром более 25 см.

В крае также широко распространены грибные сосудистые заболевания, вызываемые представителями родов *Hypoxylon*, *Cytospora*, поражающими широкий круг мягколиственных и твердолиственных пород. Степень поражения ими деревьев может превышать 10–20 % и зависит от комплекса условий. Хвойные виды, в том числе интродуцированные, часто поражаются *Cyclaneusma minus*, *Lophodermium sp.*, *Diplodia sp.*, *Kabatina juniperi*.

Лесопатологическую ситуацию в лесах региона последние 15 лет заметно трансформировало проникновение чужеродных вредных организмов, в том числе с посадочным материалом из лесных питомников Европы, часто с набором адвентивных фитопатогенов. По данным лесопатологического мониторинга, наиболее зараженными являются кедр (ливанский, атласский), двуххвойные

и пятихвойные сосны, кипарисовики Лоусона и Лейланда, некоторые можжевельники, туя, падуб, самшит, азалия, декоративные плодовые, розы. На таком материале, поступавшем в Геленджик и Краснодар в 2013–2018 годах, были обнаружены представители *Phyllosticta* sp., *Phoma juniperi*, *Phomopsis*, *Gloeosporium* sp., *Stigmina* sp., *Marssonina*, *Fusarium oxysporum*, *F. buxicola*, *Hysterium* sp., *Pseudonectria rousseliana*, *Rhabdospora sabinae*, *Septoria* sp., *Sirococcus* sp., *Sphaeropsis*. В последние 3–4 года в питомниках края наблюдается высокая гибель крупномерных деревьев ели голубой от гриба *Setomelanomma holmii*. Это заболевание начинается с нижних ветвей дерева, которое без применения химических фунгицидов усыхает.

С 2010 года в Краснодарском крае и Республике Адыгея (позже в Республике Абхазия) сложилась критическая ситуация с выживанием естественных популяций самшита колхидского. Первоначально она была обусловлена многочисленным комплексом фитопатогенов (Колганихина, Аксенов, 2016), а с 2013 года неконтролируемым ростом популяции самшитовой огневки. До октября 2017 года в числе преобладающих грибов-паразитов листвы и ветвей самшита оставались *Calonectria pseudonaviculata* (syn. *Cylindrocladium pseudonaviculatum*, *C. buxicola*), *Volutella buxi*, *Clonostachys buxi*, *Macrophoma candollei* и *Puccinia buxi*. Очаги *Volutella buxi*, *Clonostachys buxi*, *Macrophoma candollei*, *Puccinia buxi* были хроническими и характеризовались высокой плотностью патогенов в самшитниках. Поражались в основном затененные и ослабленные растения. *Calonectria pseudonaviculata* развивался не каждый год (раз в 2–3 года), формируя массовые спороношения на листьях и побегах самшита только в мае – июне. Однако после полной дефолиации в июле – сентябре 2017 года последних природных самшитников в долинах северного макросклона (Курджипис и Цица) гусеницами *Cydalima perspectalis* значение названных микозов в угнетении природных популяций *Buxus colchica* сошло на нет.

Не менее масштабная, хотя и не столь острая проблема лесной фитопатологии и лесоводства на Северо-Западном Кавказе – создание устойчивых популяций каштана съедобного в условиях хронических очагов *Cryphonectria parasitica*.

Динамика очагов эндотриоза каштана посевного в Краснодарском крае, га

Учреждение	Год наблюдения	
	2009	2016
13 лесничеств Министерства природных ресурсов Краснодарского края	9828,9	10031,3
6 лесничеств Сочинского национального парка	16020,0	16020,0
Всего	25848,9	26051,3

Их площадь с 2000 года колеблется около 26 тыс. га (табл.). Разработаны эффективные методы биологической борьбы с данным сосудистым (некрозным) заболеванием, связанные с прививкой зараженных деревьев мицелием самого гриба, предварительно зараженного естественным (природным) гиповирусом. Последний, распространяясь по тканям гриба, существенно снижает его патогенность на всем заселенном мицелием дереве. Массовые прививки проводятся на территории Европы и Турции (Bryner et al., 2014). На Кавказе, по неясным причинам, данный гиповирус не найден. В Краснодарском крае могли быть проведены экспериментальные защитные мероприятия в пораженных *C. parasitica* каштанниках с использованием зарубежного материала для прививок. Однако, как химической защите самшитников, приморских массивов сосны пицундской и сосны крымской, так и прививке каштанов в очагах эндотриоза мешают незыблемые псевдоэкологичные препоны национального природоохранного законодательства.

Литература

Жуков Е. А., Щуров В. И., Николаенко К. С. Патогенная микобиота (Fungi: Ascomycota, Basidiomycota) как один из объектов лесопатологического мониторинга на Северо-Западном Кавказе // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии: Вып. 207. СПб.: СПбГЛТУ, 2014. С. 180–192.

Колганихина Г. Б., Аксенов П. А. Результаты фитопатологического анализа образцов тканей *Buxus colchica* / Самшит колхидский: ретроспектива и современное состояние популяций // Труды Сочинского национального парка. Вып. 7. М.: «Буки Веди», 2016. С. 101–134.

Прудня М. В. Состояние популяций каштана посевного в Европе и на Кавказе и каштана зубчатого в США в связи с крифонеозом и организация биоконтроля болезни / Рекомендации по сохранению и восстановлению каштановых лесов. Сочи: ФГУ «НИИгорлесэкол», 2004. С. 31–46.

Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Краснодарского края за 2016 год и прогноз лесопатологической ситуации на 2017 год. Краснодар: ЦЗЛ Краснодарского края, 2017. 137 с.

Щуров В. И., Бондаренко А. С., Жуков Е. А., Алиев-Леценко Р. М., Скворцов М. М., Вибе Е. Н., Радченко К. С., Семенов А. В. Леса с участием каштана посевного в Краснодарском крае: современный ареал, управления, состояние, охрана, защита, известные и новые угрозы // Устойчивое лесопользование, 2017. В печати.

Bryner S. F., Prospero S., Rigling D. Dynamics of Cryphonectria hypovirus infection in chestnut blight cankers. Phytopathology. 2014 Sep; 104 (9). P. 918–925.

Bulman L. S., Musolin D. L. et al. A worldwide perspective on the management and control of Dothistroma needle blight. Forest Pathology, October 2016. P. 1–17.

ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ГРИБА *GANODERMA LIPSIENSE* (BATSCH) G. F. ATK. НА ПОРУБОЧНЫХ ОСТАТКАХ И ПНЯХ *POPULUS ALBA* L. В СОСТАВЕ ЗЕЛЕННЫХ НАСАЖДЕНИЙ МОУ «СРЕДНЯЯ ШКОЛА № 36»

Заводовский П. Г., Королев А. Н., Лиукконен М. И., Мастаков В. А.

Средняя школа № 36, petr1483@mail.ru

В лесных экосистемах ключевой группой грибной биоты являются дереворазрушающие грибы, прежде всего афиллофороидные, известные по относящимся к ним трутовикам. Афиллофороидные дереворазрушающие грибы кроме широкого распространения отличаются высоким разнообразием, поскольку их основные виды хорошо распознаются в природе и доступны для наблюдения в течение практически всего бесснежного периода (Арефьев, 2010).

Бореальные и арктические лесные экосистемы очень уязвимы в условиях глобальных изменений и возрастающих антропогенных нагрузок и все в большей степени осознаются как важнейшая часть всемирного природного наследия. Зеленые пояса и системы экологических коридоров создают условия для беспрепятственного распространения растений, грибов и животных не только в приграничной территории, но и на Европейском Севере в целом (Крутов и др., 2012).

В связи с этим, важное значение для охраны лесов и лесного хозяйства Республики Карелия приобретают микологические и ботанические гербарии в школах и ВУЗах, поскольку являются местами идентификации и хранения видов дереворазрушающих грибов (Гербарий..., 2017; Стороженко и др., 2014).

Трутовик плоский (*Ganoderma lipsiense* (Batsch) G. F. Atk.) – селится на пнях или древесине мертвых лиственных деревьев (чаще березе и тополе). Изредка его можно встретить на стволах ослабленных или больных деревьев. Поселяясь на их поверхности, гриб постепенно разрушает древесину, образуя на ней белую или желтоватую гниль.

Плодовые тела многолетние, сидячие. Часто бывают расположены близко друг от друга. Шляпка 5–40 см в ширину, плоская сверху с неровными наплывами или с концентрическими бороздками, покрыта матовой коркой. Цвет сверху от серовато-коричневого до ржаво-коричневого. Очень часто плодовое тело покрыто сверху слоем ржаво-коричневого спорового порошка. Наружная (растущая) кромка имеет белый или беловатый цвет. Трутовик плоский – разрушитель древесины.

Встречается повсеместно на пнях и валежнике лиственных деревьев, обычно располагается невысоко. Вызывает белую или желто-белую (желтоватую) гниль древесины. Изредка поражает ослабленные живые деревья или древесину хвойных пород.

В составе зеленых насаждений МОУ «Средняя школа № 36» преобладают деревья *Populus alba* L. В результате проведенных исследований МОУ «Средняя школа № 36» осенью 2017 г. (до настоящего момента микологического изучения территории не проводилось) нами были исследованы пни, валеж, порубочные остатки и живые деревья *Populus alba* L. Плодовые тела *Ganoderma lipsiense* большого и среднего размера росли на пнях, в основном у основания корневой системы. На валеже и порубочных остатках плодовые тела были меньшего размера и были вытянуты в горизонтальном направлении. Была собрана микологическая коллекция, состоящая из 15 плодовых тел *Ganoderma lipsiense*, которая помещена в гербарий МОУ «Средняя школа № 36». На живых деревьях *Populus alba* плодовые тела *Ganoderma lipsiense* обнаружены не были.

Сбор и идентификация афиллофороидных дереворазрушающих грибов проводились по методике составления гербария грибов и определителям (Бондарцева, Пармасто, 1986; Бондарцева, 1998; Заводовский, 2014).

Большее количество плодовых тел *Ganoderma lipsiense* было обнаружено на пнях, валеже и порубочных остатках *Populus alba*, поскольку по трофической приуроченности гриб относится к группе сапротрофов или ксилотрофов, поселяющихся на мертвой древесине и осуществляющих ее разложение. Полученные данные согласуются с мнением М. А. Бондарцевой (2000), которая в своих работах относит *Ganoderma lipsiense* к грибам характерных для крупномерного свежего и частично разрушенного валежа, порубочных остатков и пней. В России данный вид очень часто встречается в лесах, садах, парках и на большей части лесной зоны (Бондарцева, 1998).

Дальнейшие исследования экологии гриба *Ganoderma lipsiense* в составе зеленых насаждений МОУ «Средняя школа № 36» позволят оценить фитопатогенное состояние древесных растений и собрать новые гербарные образцы для школьной микологической коллекции.

Литература

- Арефьев С. П. Системный анализ биоты дереворазрушающих грибов. Новосибирск: Наука, 2010. 260 с.
- Бондарцева М. А., Пармасто Э. Х. Определитель грибов СССР. Порядок афиллофоровые. Л.: Наука, 1986. Вып. 1. 192 с.
- Бондарцева М. А. Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые. СПб.: Наука, 1998. Вып. 2. 391 с.
- Бондарцева М. А. Эколого-биологические закономерности функционирования ксилотрофных базидиомицетов в лесных экосистемах // Грибные сообщества лесных экосистем. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. С. 9–25.
- Гербарий Петрозаводского государственного университета / Е. Ф. Марковская, В. И. Андросова, Г. С. Антипина, П. Г. Заводовский и др. Петрозаводск: ПетрГУ, 2017. 230 с.
- Заводовский П. Г. Методы изучения грибов: учебное пособие для студентов эколого-биологического факультета. Петрозаводск, 2014. – 20 с.
- Крутов В. И., Руоколайнен А. В., Коткова В. М., Исаева Л. Г., Химич Ю. Р. Афиллофоровые грибы ООПТ Российской части Зеленого пояса Фенноскандии // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 3. Москва – Петрозаводск, 2012. С. 117–146.
- Стороженко В. Г., Крутов В. И., Руоколайнен А. В., Коткова В. М., Бондарцева М. А. Атлас-определитель дереворазрушающих грибов Русской равнины. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 195 с.

ИЗУЧЕНИЕ ВЛИЯНИЯ ШТАММОВ *BACILLUS SUBTILIS* НА РАЗВИТИЕ БОЛЕЗНЕЙ ЛИСТОВОГО АППАРАТА САЖЕНЦЕВ ЛИПЫ В УСЛОВИЯХ ВЛАДИМИРСКОЙ ОБЛАСТИ

Иванова И. О.

Всероссийский НИИ фитопатологии, kiozuk77@mail.ru

Изучено влияние двух штаммов *Bacillus subtilis* и их комбинации на болезни листового аппарата саженцев липы на естественном инфекционном фоне во Владимирской области.

Листовая пластинка у липы достаточно развита и имеет в молодом возрасте тонкие покровные ткани. В связи с этим липы подвержены заболеваниям, вызываемыми различными патогенными микроорганизмами, преимущественно грибными. Наибольший ущерб возбудители болезней листьев причиняют сеянцам и молодым растениям (Крутов, Минкевич, 2002).

Во избежание нежелательных последствий применения химических средств защиты растений мы остановили свой выбор на биологической защите саженцев липы. Современной науке известно более 8 тыс. видов микроорганизмов, проявляющих патогенную активность (Новожилов, 2003). Важная роль отводится такому бактериальному агенту, как *Bacillus subtilis*.

Исследования проводили на саженцах липы во Владимирской области на естественном инфекционном фоне. Варианты опыта представляли в четырех повторностях, размещали рендомизировано, методом блоков. В связи с погодными условиями вегетационного сезона 2017 года обработки начали в июле, когда были отмечены явные симптомы пятнистостей различной этиологии. Всего проводили три обработки. Учеты проводили через 12–14 дней после обработок

В таблице представлены данные по антагонистической активности бактерий *Bacillus subtilis* различных штаммов на пятнистости листьев саженцев липы.

На листьях саженцев диагностировали бурую пятнистость (филлостиктоз) и темно-бурую пятнистость (церкоспороз).

Распространенность и степень развития пятнистостей на листьях саженцев липы в 2017 г. Владимирская обл., Кольчугинский р-н

Вариант	Дата учета	Распространенность, %	Степень развития, %
Контроль (без обработок)	28.07.17	32,6	8,5
	14.08.17	42,6	32,2
	22.09.17	57,2	40,7
<i>Bacillus subtilis</i> Б221 титр 2×10^9 (1 л/100 л воды)	11.07.17	32,1	8,2
	14.08.17	40,0	27,9
	22.09.17	49,2	39,2
<i>B. subtilis</i> 12Л* титр 4×10^9 КОЕ/г (1 л/100 л воды)	28.07.17	15,7	7,5
	14.08.17	20,3	12,1
	22.09.17	31,1	14,6
Смесь штаммов <i>B. subtilis</i> титр 10^{10} КОЕ/г (1 л/100 л воды)	28.07.17	12,3	6,2
	14.08.17	15,9	10,3
	22.09.17	22,1	12,5

* В композиции с элементами клеточной стенки бактериальных клеток в культуральной жидкости и метаболитами.

После обработки полученных данных были сделаны выводы об обладании антифунгальным действием против возбудителей, вызывающих пятнистости листьев на саженцах липы, штамма *B. subtilis* 12Л титр 4×10^9 , и смеси штаммов *B. subtilis* титр 10^{10} КОЕ/г. При обработке саженцев липы *B. subtilis* Б221 титр 2×10^9 существенной разницы по отношению к контролю в условиях данного опыта не выявлено.

Таким образом, применение *B. subtilis* 12Л титр 4×10^9 и смеси штаммов *B. subtilis* титр 10^{10} КОЕ/г. показало их эффективность для защиты молодых растений липы от пятнистостей, вызываемых грибными возбудителями.

Литература

Крутов В. И., Минкевич И. И. Грибные болезни древесных пород. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. 196 с.

Новожилов К. В. Некоторые направления экологизации защиты растений // Защита и карантин растений. 2003. № 8. С. 14–17.

Федоров Н. И., Ярмолевич В. А. Лесная фитопатология / Лабораторный практикум. Минск: БГТУ, 2005. С. 117–132.

ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ОНТОГЕНЕТИЧЕСКУЮ СТРУКТУРУ ЛИШАЙНИКА *LOBARIA PULMONARIA* (L.) HOFFM. В ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ КАРЕЛИИ

Игнатенко Р. В., Тарасова В. Н.

Петрозаводский государственный университет, ocean-9@mail.ru

Изучение онтогенетической структуры лишайников является одним из важных и перспективных направлений современной лихенологии. Анализ онтогенетических спектров дает ценную информацию о состоянии популяций, нормах ее реакции на воздействие внешних факторов (Суетина, Глозов, 2015).

Эпифитный цианолишайник *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. распространен в таежных экосистемах бореальной зоны Голарктики (Yoshimura, 1971). В последнее столетие в Европе отмечается стремительное сокращение популяций данного вида (Rose, 1988). В связи с этим в большинстве стран северной и центральной Европы он включен в Красные книги (Jüriado, Liira, 2010). Жизненный цикл лишайника *L. pulmonaria* по разным оценкам, в среднем, занимает от 17 до 35 лет (Larsson, Gauslaa, 2011). Слабым звеном в жизненном цикле вида является процесс заселения новых

субстратов (Scheidegger, 1995). В онтогенезе вида выделяют от 7 до 10 состояний (Михайлова, 2005; Горшков, Семенова, 2008), однако ранние стадии развития талломов, размером менее 0,2–0,5 см, неразличимые невооруженным глазом, остаются неизученными.

Исследования выполнены в лесных сообществах Республики Карелия: в средней подзоне тайги – в заповеднике «Кивач», национальном парке «Водлозерский», заказнике «Кижский», Петрозаводском городском округе; в северной подзоне тайги – в заповеднике «Костомукшский», национальном парке «Паанаярви».

Сбор данных проводился на сети постоянных пробных площадей (ПП) размером 1 га. На каждой ПП были выполнены полные геоботанические описания фитоценозов. Изучение показателей талломов лишайника (площадь, площадь некрозов, принадлежность к функционально-возрастной группе (согласно И. Н. Михайловой, 2005)) выполнены методом сплошного учета на всех субстратах на высоте 0–2 м от земли с регистрацией характеристик местообитания (параметров деревьев и микроусловий). Талломы площадью $< 1 \text{ см}^2$ изучались в лабораторных условиях при помощи микроскопической техники на образцах корки, отобранных со стволов 5 деревьев с каждой ПП в местах произрастания крупных талломов (на расстоянии от 2 до 10 см) и с участков, где особи площадью $> 1 \text{ см}^2$ не визуализировались (как правило, на противоположной стороне ствола, на участках корки без мхов).

Сбор данных выполнен на 33 ПП, расположенных в различных типах леса с давностью нарушения от 80 до 450 лет. В **средней** подзоне тайги все изученные фитоценозы принадлежат к единому эколого-динамическому ряду, представляющему собой восстановительную динамику ельника черничного зеленомошного: 1) средневозрастные осинники чернично-злаковые (80–110 лет), 2) смешанные елово-осиновые сообщества злаково-черничные (150–190 лет); 3) ельники черничные зеленомошные субклимаксовые (210–260 лет) и 4) условно климаксовые (410–450 лет). Средневозрастные осинники в **северной** подзоне тайги в результате рекогносцировочных маршрутов (~ 110 км) не были зарегистрированы. На данной территории еловые сообщества, как правило, возобновляются через березовые леса. Поэтому исследования здесь проводились только в двух типах лесных фитоценозов: 1) смешанных елово-березовых сообществах злаково-черничных (180–200 лет) и 2) ельниках черничных зеленомошных субклимаксовых (210–270 лет).

Анализ выполнен на основе описания 4528 талломов, произрастающих на 676 субстратных единицах (отдельно стоящих или лежащих деревьях и кустарниках).

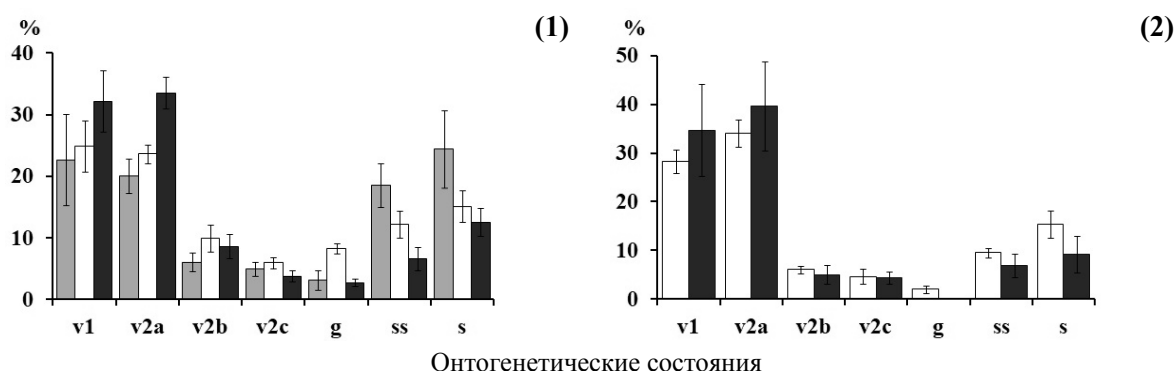
Начальные этапы онтогенеза *L. pulmonaria* (латентный период, состояния прототаллус и протероталлус прегенеративного периода) не были исследованы. На основе изучения талломов с горизонтальными размерами 0,01–0,86 см, было установлено, что на начальных стадиях онтогенеза слоевища *L. pulmonaria* претерпевают ряд последовательных морфологических фаз: 1) налипное слоевище округлой, выпуклой, каплевидной формы, 2) листоватое слоевище в форме плоской пластинки овальной формы, 3) листоватое слоевище продолговатой формы, без выемок или с одной выемкой, 4) сильнорассеченное слоевище с 2-мя и более выемками, с ямчатой бугристостью («легочной» складчатостью) и/или с первыми зачаточными лопастями, с формирующимися цефалодиями. Основываясь на полученных данных и имеющихся в литературе сведениях об онтогенезе растений и лишайников (Горшков, Семенова, 2008; Суетина, Глотов, 2015), изученные талломы были отнесены к двум состояниям прегенеративного периода онтогенеза: округлые выпуклые талломы – к **ювенильному (j)** состоянию, а остальные 3 морфологические фазы, развивающиеся последовательно друг за другом, – к **имматурному (im1, im2, im3, соответственно)**.

Формирование типичной жизненной формы лишайников, сохраняющейся на последующих этапах онтогенеза, происходит в виргинильном (v) онтогенетическом состоянии (Суетина, Глотов, 2015). В состоянии **виргинильное 1 (v1)** талломы *L. pulmonaria* имеют характерный взрослый облик – хорошо сформированные лопасти и ямчатую бугристость, но являются стерильными, без репродуктивных структур. Большая часть талломов в данном состоянии (75 %) имеет площадь $\leq 10 \text{ см}^2$. При дальнейшем развитии особей, в состоянии **виргинильное 2a (v2a)**, площадь таллома у 74 % варьирует от 1,3 до 30 см^2 и в среднем составляет 14 см^2 . На талломах этого состояния по краям лопастей появляются вегетативные пропагулы, которые занимают до 10 % площади слоевища, ребра становятся более выпуклыми. В онтогенетическом состоянии **виргинильное 2b (v2b)** значительная часть талломов (71 %) имеет площадь от 10 до 70 см^2 ; средняя площадь составляет 31 см^2 . Большое количество вегетативных пропагул формируется по краям слоевища,

появляются единичные ламинальные соралии. Доля площади с формирующими на ней вегетативными диапорами от общей площади таллома составляет от 10 до 30 %. В состоянии **виргинильное 2с (v2c)** у 78 % особей площадь таллома превышает 40 см² и в среднем составляет 360 см². Вегетативные пропагулы обильно распространены по краям и ребрам слоевища, площадь их поверхности составляет > 30 %. У **генеративных (g)** талломов на поверхности формируются апотеции. Особи имеют достаточно крупные слоевища: у 59 % площадь талломов составляет ≥ 100 см². Апотеции формируются на богатых соредиями талломах. В постгенеративном периоде у **субсенильных (ss)** особей *L. pulmonaria* талломы начинают разрушаться; на старых, отмирающих участках формируется регенеративные структуры, не способные к распространению. Площадь таллома у 50 % особей, принадлежащих к субсенильному состоянию, составляет ≥ 100 см². У данных особей площадь поверхности таллома с вегетативными пропагулами составляет > 30 %. Завершает жизненный цикл **сенильное (s)** состояние, при котором большая часть таллома разрушается, а на оставшихся лопастях образуются крупные некротические участки. Большая часть особей (61 %) этого состояния имеет площадь от 20 до 50 см².

В лесных сообществах среднетаежной подзоны средняя плотность ювенильных и имматурных особей на стволах основного форофита – *Populus tremula* – с увеличением давности нарушения с 80 до 450 лет возрастает с 0,05 до 0,25 шт./см². В онтогенетических состояниях ювенильное – имматурное 3 число талломов на стволе *Populus tremula*, в среднем, в 150 раз выше, чем в состоянии виргинильное 1, что вызвано массовым отмиранием особей вида на начальных стадиях жизненного цикла.

В онтогенетических спектрах ценопопуляций *L. pulmonaria* (исключая талломы ювенильного и имматурного состояния) в большинстве случаев (85 %) преобладают особи, относящиеся к прегенеративному состоянию. В фитоценозах с давностью нарушения 80–110 лет, в среднем, 43 % особей относится к постгенеративному периоду (субсенильные и сенильных особи) (рис.), тогда как в малонарушенных фитоценозах (210–450 лет) на их долю приходится всего 19 %. Установлено, что с изменением давности нарушения с 80 до 240 лет в общем онтогенетическом спектре доля молодых талломов (v1, v2a, v2b, v2c) увеличивается с 43 до 77 % ($R^2=0,23$; $p=0,01$), а через 240 лет после нарушения стабилизируется. Доля старых особей (s, ss) с увеличением давности нарушения с 80 до 240 лет снижается с 40 до 20 % ($R^2=0,25$; $p=0,05$), а затем стабилизируется на среднем уровне 15 %. Максимальная доля участия генеративных особей в онтогенетических спектрах ценопопуляций (8,2 %) была зарегистрирована в смешанных елово-осиновых лесах с давностью нарушения 140–190 лет (рис.). Особи с плодовыми телами появляются в фитоценозах, в которых общая площадь талломов вида достигает 0,25 м²/га, а численность ценопопуляции – 30 шт./га. При увеличении площади до 1,8 м²/га и плотности 126 шт./га число генеративных особей возрастает с 2 до 16 шт./га.



Возрастные спектры ценопопуляций *Lobaria pulmonaria* в фитоценозах средней (1) и северной (2) подзон тайги Карелии.

Примечание: обозначения онтогенетических состояний приводятся в тексте; серые столбики – средневозрастные осинники, белые – смешанные елово-осиновые и елово-березовые леса, черные – малонарушенные ельники

В еловых сообществах северотаежной подзоны, в среднем, более 70 % талломов относится к прегенеративному состоянию, на долю субсенильных и сенильных особей приходится 9 и 13 %, соответственно (рис. 1.2).

В изученных лесных фитоценозах Карелии *L. pulmonaria* чаще всего колонизирует лиственные породы деревьев – *Populus tremula* (64 %), *Sorbus aucuparia* (12 %), *Salix caprea* (9 %), *Betula* spp. (3,5 %), *Alnus incana* (0,3 %), *Padus avium* (0,1 %). Также талломы были обнаружены на хвойных деревьях и кустарниках – *Picea* spp. (9 %) и *Juniperus communis* (1 %). При этом 70 % субстратных единиц с талломами *L. pulmonaria* являются живыми деревьями, 21 % приходится на сухостой, а 9 % – на валеж. На большинстве колонизированных субстратов вид *L. pulmonaria* проходит полный жизненный цикл. Стабильный уровень воспроизводства и существование вида *L. pulmonaria* в условиях северной и средней подзоны тайги в Республике Карелия могут обеспечить только субценопопуляции лишайника, произрастающие на живых и сухостойных деревьях *Populus tremula*, *Salix caprea*, *Sorbus aucuparia*.

С ростом дерева изменяются физические и химические свойства субстрата, режим увлажнения и освещенности, а также увеличивается время, необходимое для колонизации, роста и развития лишайников. При увеличении таксационных параметров основного форофита – *Populus tremula* (возраста, диаметра, радиуса кроны и площади ствола) в онтогенетическом спектре увеличивается доля виргинильных (v1, v2a, v2b, v2c) особей и уменьшается доля талломов постгенеративного периода (ss, s), что свидетельствует о появлении на крупных старых деревьях новых поколений особей, возникающих от материнских талломов. Так, например, при увеличении диаметра *Populus tremula* на высоте 1,3 м от поверхности почвы с 20 до 90 см доля талломов, относящихся к прегенеративному периоду (v1, v2a, v2b, v2c), возрастает с 50 до 75 % ($R^2=0,65$; $p=0,01$), а доля старых (s, ss) – снижается с 50 до 20 % ($R=0,75$; $p=0,01$).

Значительное влияние на онтогенетическую структуру *L. pulmonaria* оказывают индивидуальные характеристики местообитания. Выявлено, что с увеличением значений pH корки *Populus tremula* с 4,5 до 6,5 и общего покрытия мохообразных на стволе дерева с 4 до 32 % плотность ювенильных и иматурных особей возрастает с 0,01 до 0,1 шт./см² ($R^2=0,48$; $p=0,05$) и с 0,03 до 0,18 шт./см² ($R^2=0,81$; $p=0,05$), соответственно. На старых крупных деревьях с хорошо развитыми покровными тканями и моховым покровом формируются благоприятные условия для роста и развития молодых особей.

Таким образом, онтогенетическая структура ценопопуляций данного вида в сообществах определяется: давностью нарушения, наличием подходящего субстрата, возрастом дерева, а также определенными микроусловиями, формирующимися на отдельных участках ствола.

Литература

- Горшков В. В., Семенова Н. В. Структура популяций *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в лесах с разной давностью последнего нарушения в средней тайге Республики Коми // Современное состояние и пути развития популяционной биологии: Матер. X всерос. популяционного семинара (Ижевск, 17–22 ноября 2008 г.). Ижевск, 2008. С. 113–115.
- Михайлова И. Н. Анализ субпопуляционных структур эпифитных лишайников (на примере *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачева. 2005. № 1. Вып. 9. С. 124–134.
- Суетина Ю. Г., Глотов Н. В. Популяционно-онтогенетические исследования эпифитных лишайников // Теоретические проблемы экологии и эволюции: Шестые Любищевские чтения, 11-й Всероссийский популяционный семинар и Всероссийский семинар «Гомеостатические механизмы биологических систем» с общей темой «Проблемы популяционной экологии» (Тольятти, 6–10 апреля 2015 г.). Тольятти, 2015. С. 288–292.
- Jüriado I., Liira J. Threatened forest lichen *Lobaria pulmonaria* – its past, present and future in Estonia // Forestry Studies. 2010. Vol. 53. P. 15–24.
- Larsson P., Gauslaa Y. Rapid juvenile development in old forest lichens // Botany. 2011. Vol. 89. P. 65–72.
- Rose F. Phytogeographical and ecological aspects of *Lobaria* communities in Europe // Botanical Journal of the Linnean Society. 1988. Vol. 96 (1). P. 69–79.
- Scheidegger C. Early development of transplanted isidioid soredia of *Lobaria pulmonaria* in an endangered population // Lichenologist. 1995. Vol. 27 (5). P. 361–374.
- Yoshimura I. The genus *Lobaria* of Eastern Asia // J. Hattori Bot. Lab. 1971. Vol. 34. P. 231–364.

МОНИТОРИНГ ЛИШАЙНИКОВ В АЛЬПИЙСКОМ ПОЯСЕ ГОР В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

Инсаров Г. Э.^{1,2}, Давыдов Е. А.³

¹ Институт географии РАН

² Институт глобального климата и экологии Росгидромета и РАН, insarovg@gmail.com

³ Алтайский государственный университет, eadavydov@yandex.ru

Более двухсот лет назад было обнаружено, что рост и распространение лишайников коррелируют с уровнем загрязнения воздуха. Это свойство лишайников, обусловленное рядом их физиологических и экологических особенностей, более ста лет используется для мониторинга (наблюдения, оценки и прогноза) отклика сообществ лишайников на загрязнение атмосферы в городах и вблизи источников загрязнения такими соединениями, как окислы серы и азота, тяжелые металлы, пыль. Около пятидесяти лет назад начали выполняться международные и национальные программы мониторинга фоновое загрязнения атмосферы и его воздействия на биоту, составной частью которых стал мониторинг лишайников (например, Manual, 1998; Инсаров и др., 1986; Geiser, 2004;). Последние тридцать лет глобальное потепление и другие виды антропогенного изменения климата рассматриваются как факторы, оказывающий влияние на здоровье людей, природные и хозяйственные системы (IPCC 2014). Лишайники реагируют на изменение климата изменением скорости роста, экофизиологии, структуры сообществ (Инсаров, 2001), также меняется распространение видов (Esseen et al., 2016; van Herk et al., 2002) и их покрытие (Bokhorst et al., 2015). Была разработана методология мониторинга отклика лишайников на изменение климата (Insarov et al., 1999). Некоторые программы мониторинга фоновое загрязнения атмосферы и его воздействия на лишайники были дополнены изучением воздействия изменений климата на эти организмы (напр., Jovan, 2008).

Альпийский пояс (высокогорная область выше границы леса) является особой биогеографической единицей, встречающейся во всех биогеографических зонах Земли (Körner et al., 2011). Ввиду того, что климатические характеристики и, соответственно, биота быстро меняются вдоль высотного градиента, оставаясь в пределах относительно небольшой территории, горы являются уникальной территорией для определения последствий изменения климата для биоты в целом и лишайников в частности. Изменение сообществ лишайников под влиянием меняющегося климата может быть смоделировано соответствующим перемещением вдоль высотного градиента при условии незначительности изменений других факторов.

Сообщества эпилитных лишайников доминируют на скальных местообитаниях в суровых условиях альпийского пояса. Эти местообитания различаются типом каменистого субстрата, условиями затенения, зависящими от ориентации и угла наклона поверхности камней, микро-топографией (например, наличием трещин в камнях). Климатические факторы, такие, как температура и определяемое осадками увлажнение, меняются вдоль высотного градиента. В альпийском поясе лишайники произрастают повсеместно, кроме территорий, постоянно покрытых снегом или льдом. Основное биотическое взаимодействие – внутри- и межвидовая конкуренция за свет и пространство. Изменение температуры воздуха и осадков в приземном слое атмосферы вызывает ответную реакцию лишайников как на уровне организма, так и на уровне сообществ. Антропогенные факторы включают уничтожение местообитаний, выпас, вытаптывание и загрязнение воздуха.

Изучение эпилитных лишайников вдоль высотного градиента в альпийском поясе проводилось в Альпах, горах Скандинавии, нагорье Центрального Негева, Скалистых горах, Тибетском нагорье, Гималаях. Было показано, что высота над уровнем моря имеет определяющее по отношению к другим факторам значение, поскольку высота тесно связана с климатическими факторами. В Алтае-Саянском экорегионе систематическое изучение эпилитных лишайников вдоль высотного градиента до сих пор не проводилось.

Межправительственная группа экспертов по изменению климата установила, что наиболее значительные изменения климата происходят в горных и полярных областях (IPCC, 2014). Повышение температуры приземного воздуха в Алтае-Саянском экорегионе составило 0,58 °C/10 лет в течении 30 лет начиная с конца 70-х годов XX века (Ранькова, Груза, 2011; Шмакин и др., 2013). Такой темп повышения температуры более чем вдвое превышает соответствующее увеличение усредненной по всей территории суши температуры приземного воздуха, составляющее

0,26 °C/10 лет за тот же период (Hartmann et al., 2013), что делает актуальным выбор Алтае-Саянского региона для мониторинга откликов биоты на изменение климата. Для того чтобы исключить или минимизировать такие антропогенные воздействия, как строительство, прокладка дорог, добыча полезных ископаемых, загрязнение природных сред, выпас скота, рекреация, изучение отклика биоты на изменение климата с помощью лишайников проводится на особо охраняемых природных территориях. Режим особо охраняемых природных территорий обеспечивает отсутствие антропогенных воздействий на биоту ООПТ или сводит их к минимуму.

Мониторинговые исследования эпилитных лишайников в российской части Алтае-Саянского экорегиона проводились в Катунском биосферном заповеднике, Республика Алтай. Территория заповедника составляет 151 700 га и расположена на склонах Катунского хребта и хребта Листвяга на высотах от 1300 до 3280 м над уровнем моря. Учетные площадки заложены вдоль высотного градиента от 1500 до 2600 м над уровнем моря в альпийском поясе и на каменных глетчерах (курумах), спускающихся в лесную зону. Основные черты системы наблюдения:

(1) для обеспечения схожих условий освещения пробные площадки выбирают на горизонтальной поверхности камней, расположенных на плоских элементах рельефа – перегибах склонов, локальных вершинах, речных террасах;

(2) для уменьшения варьирования условий колонизации субстрата и дальнейшего развития талломов лишайников, камни, на которых проводится учет лишайников, должны быть устойчивы, сходны по размерам, химическому составу и физическим свойствам;

(3) с помощью пластиковой палетки с миллиметровыми делениями определяют покрытие лишайников на трансектах методом линейных пересечений;

(4) применяется рандомизированная выборка камней на площадке и трансект на камнях, исключается априорная информация о наличии и обилии лишайников на них.

Показано, что зависимость видового разнообразия лишайников от высоты не носит линейный характер, количество видов достигает максимума на высоте 1600–1800 м н.у.м. Выявлена группа видов лишайников, встречающихся только в верхнем поясе высокогорий, выше 2570 м н.у.м. При дальнейшем потеплении климата нижняя граница распространения видов в горах смещается вверх (например, Hijioka et al., 2014), следовательно, можно ожидать, что зона обитания выявленных высокогорных видов будет сокращаться и может возникнуть угроза их исчезновения с территории Катунского заповедника.

Международный союз охраны природы предлагает использовать количественные характеристики видов и популяций, например, площадь ареала, для отнесения видов к той или иной категории Красного списка МСОП (IUCN, 2001). Исчезновение вида рассматривается как вероятностный процесс, и для отнесения таксона к той или иной категории риска исчезновения предлагается оценивать вероятность его исчезновения в природе. Аналогичный подход предлагается и при составлении региональных, национальных и местных Красных книг. Систематические наблюдения сообществ лишайников с использованием предложенной методологии обеспечивают количественные данные, необходимые для включения видов лишайников в Красные книги в соответствии с требованиями МСОП. Таким образом, описанная система мониторинга лишайников в альпийском поясе может быть использована как для мониторинга изменения климата в регионе, так и для выявления и мониторинга видов, которые находятся под угрозой исчезновения под воздействием климатических изменений.

Литература

Инсаров Г. Э. Лишайники в условиях глобального изменения климата. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 18, 2002. С. 109–141.

Инсаров Г. Э., Филиппова Л. М., Семенов С. М. Методы оценки состояния эпифитной лишайниковой флоры в связи с фоновым загрязнением природной среды // Изучение загрязнения окружающей природной среды и его влияния на биосферу: Материалы III заседания международной Рабочей группы по проекту N14 МАБ ЮНЕСКО. Л., Гидрометеиздат. 1986. С. 123–131.

Ранькова Э. Я., Груза Г. В. Изменения климата в российской части Алтае-Саянского экорегиона // Изменение климата и его воздействие на экосистемы, население и хозяйство российской части Алтае-Саянского экорегиона: оценочный доклад / Под ред. А. О. Кокорина. Всемирный фонд дикой природы (WWF России). М., 2011. С. 15–37.

Шмакин А. Б., Харламова Н. Ф., Инсаров Г. Э., Михайлов А. Ю., Сухова М. Г., Останин О. В. Современный климат Алтае-Саянского экорегиона и его изменение // Изменение климата и биоразнообразие российской части Алтае-Саянского экорегиона / под ред. Н. Н. Михайлова. Красноярск, 2013. С. 106–160.

Esseen P.-A., Ekström M., Westerlund B., Palmqvist K., Jonsson B. G., Grafström A., Ståhl G. Broad-scale distribution of epiphytic hair lichens correlates more with climate and nitrogen deposition than with forest structure. *Canadian journal of forest research*, 2016. Vol. 46, № 11. P. 1348–1358.

Bokhorst S., Convey P., Huiskes A., Aerts R. *Usnea antarctica*, an important Antarctic lichen, is vulnerable to aspects of regional environmental change. *Polar Biology*, 2015. Vol. 39, Iss. 3. P. 511–521.

Geiser L. Monitoring Air Quality Using Lichens on National Forests of the Pacific Northwest: Methods and Strategy. USDA-Forest Service Pacific Northwest Region Technical Paper, R6-NR-AQ-TP-1-04. 2004. 134 p.

Hartmann D. L., Klein Tank A. M. G., Rusticucci M., Alexander V., Brönnimann S., Charabi Y., Dentener F. J., Dlugokencky E. J., Easterling D. R., Kaplan A., Soden B. J., Thorne P. W., Wild M. and Zhai P. M. Observations: Atmosphere and Surface. In: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Stocker, T. F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P. M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 2013. P. 159–254.

Hijioka Y., Lin E., Pereira J. J., Corlett R. T., Cui X., Insarov G. E., Lasco R. D., Lindgren E., Surjan A., 2014: *Asia*. In: *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability*. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Barros, V. R., C. B. Field, D. J. Dokken, M. D. Mastrandrea, K. J. Mach, T. E. Bilir, M. Chatterjee, K. L. Ebi, Y. O. Estrada, R. C. Genova, B. Girma, E. S. Kissel, A. N. Levy, S. MacCracken, P. R. Mastrandrea, and L. L. White (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. P. 1327–1370.

Insarov G., Semenov S., Insarova I. A system to monitor climate change with epilithic lichens, *Environmental Monitoring and Assessment*. 1999. Vol. 55. Iss. 2. P. 279–298.

IPCC 2014. *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Core Writing Team, R. K. Pachauri and L. A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.

IUCN 2001. *IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1*. IUCN Species Survival Commission. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, U.K., ii + 30 pp.

Jovan S. Lichen bioindication of biodiversity, air quality, and climate: baseline results from monitoring in Washington, Oregon, and California. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-737. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. 2008. 115 p.

Körner C., Paulsen J., Spehn E. M. A definition of mountains and their bioclimatic belts for global comparisons of biodiversity data. *Alpine Botany* 2011. Vol. 121. P. 73–78.

Manual for Integrated Monitoring. 1998. Finnish Environment Institute. ICP IM Programme Centre, Helsinki, Finland. www.syke.fi/nature/icpim > Manual for Integrated Monitoring. (Accessed 29.03.2018).

ИЗМЕНЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ПАРАМЕТРОВ ЭКТОМИКОРИЗ *PICEA* И *PINUS* В ПОЧВАХ НА ШУНГИТОВЫХ ПОРОДАХ: КОРРЕЛЯЦИЯ С РЗЭ

Кикеева А. В.

Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», avkikeeva@mail.ru

Редкоземельные – группа химических элементов (РЗЭ), к которым помимо прочих относятся лантаноиды: La – Lu (Иванов, 1997). Особенностью их являются сходные химические свойства и совместное нахождение в земной коре.

Шунгитовые породы (ШП) образуют большую группу углеродсодержащих вулканогенно-осадочных докембрийских пород Карелии. Свойства этих древних пород обусловлены структурой и свойствами углерода, а также сложным минеральным составом, обуславливающих ряд необычных физико-химических свойств. ШП характеризуются повышенным содержанием ряда тяжелых и редкоземельных металлов (Органическое вещество..., 1994). Состав минеральной и органической составляющих ШП сложен и обусловлен факторами его происхождения и метаморфизации. Все разновидности ШП принимают участие в формировании так называемых шунгитовых почв, что обуславливает специфичность и уникальность почвенного покрова Заонежья. Особенностью является высокое содержание гумуса по всему профилю, пониженное содержание кремнезема, большое количество оксидов железа и кальция. Вопрос о генезисе этих почв до конца не решен (Згуральская, Морозова, 2003; Бахмет, Федорец, 2013). Дерново-литогенные почвы во многом повторяют химический состав подстилающих ШП. Известно, например, что содержание в почвах ряда тяжелых металлов превышает фоновые значения именно из-за ШП (Федорец и др., 2008; Чаженина, Рожкова, 2015; Чаженина и др., 2017).

Работа проведена с целью выявления особенностей микоризообразования у основных хвойных пород карельской тайги – *Picea* и *Pinus* – произрастающих в почвах на неразрабатываемых выходах ШП.

Отбор образцов проводился на территории Заонежья в районе Карнаволока и Лебещины в летнее время 2016 г. Участки отбора представляют собой неразрабатываемые выходы ШП, удаленные не менее 300 м от транспортной инфраструктуры и жилых поселений. Отбирали образцы корней и почв рамкой объемом 1 дм³ (поскольку мощность почвенного профиля не превышает 10 см). Один почвенный образец представляет собой смешанный из 5 индивидуальных. В качестве контроля (фона) отобраны образцы в 30-летних сосняках и 50-летних ельниках Лавас-Губы в Медвежьегорском районе. Подготовка и проведение химического анализа почв проведено сотрудниками Центра коллективного пользования ИГ КарНЦ РАН. Содержание микроэлементов в почвах определялось методом масс-спектрометрии с индуктивно связанной плазмой (ICP-MS). Исходя из полученных данных, рассчитывали сумму легких РЗЭ – La – Eu (\sum LREE), сумму тяжелых РЗЭ – Gd – Lu (\sum HREE) и общую сумму РЗЭ (\sum REE + Y), а также коэффициент концентрации относительно фона (K_f). Поперечные срезы фиксированного материала эктомикориз (ЭМ) готовили от руки толщиной 10–15 мкм и изучали без окрашивания при помощи микроскопа Leica DFC 290 с увеличениями 4×0,10, 10×0,25, 20×0,4. Всего просмотрено порядка 600 срезов. Определяли наличие грибного чехла, его толщину, радиус микоризного окончания. На основе полученных данных рассчитывали долю чехла в объеме микоризного окончания (Веселкин, 2003).

Статистическая обработка результатов проведена с использованием непараметрических методов в "Статистика 6.0" – ранговой корреляции Спирмена (r , $p < 0,05$) и критерия Краскела-Уоллиса ($H > 2,394$, $p < 0,05$), с последующим сравнением критерием Данна.

Среднее содержание РЗЭ в почвах на ШП не превышает кларковые значения (Кикеева, 2017). Статистически достоверные K_f отмечены для образцов Карнаволока (рис. 1). Содержание некоторых легких РЗЭ (Pr – Eu) почти в 2 раза, а всех тяжелых лантаноидов в более 2 раз выше содержания в фоновых почвенных образцах. Рассчитанные значения \sum HREE и \sum REE + Y в среднем в 2,5 раз выше, чем в почвенных образцах фона.

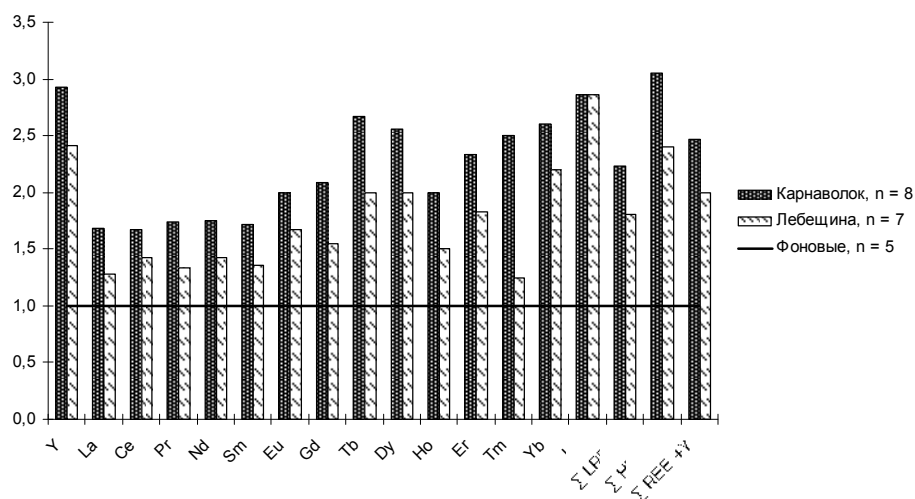


Рис. 1. Коэффициенты концентрации РЗЭ и их сумм в образцах почв неразрабатываемых выходов ШП (содержание РЗЭ в фоновых образцах принято за единицу)

Значения всех параметров ЭМ в образцах корней *Picea*, отобранных в Карнаволоке достоверно ниже, по сравнению с Лебещиной и фоновыми (рис. 2). Значения всех параметров ЭМ в образцах корней *Picea*, отобранных в Лебещине достоверно выше значений остальных. Самые высокие средние значения общего радиуса эктомикоризного окончания и радиуса корня в нем наблюдаются в образцах корней *Pinus* Карнаволока, самые низкие – Лебещины. Самые высокие средние значения параметров грибного компонента ЭМ в Лебещине.

Корреляция отмечена только с параметрами ЭМ, характеризующий грибной компонент симбиоза, – толщиной и долей мицелиального чехла в эктомикоризном окончании (табл.). Отмечены достоверные высокие положительные корреляционные связи между варьированием значений

параметров грибного компонента симбиоза ЭМ *Picea* с содержанием в почвенных образцах ряда РЗЭ. Сопряженности вариации значений параметров ЭМ в образцах корней Лебещина и фона с содержанием в почвенных образцах РЗЭ не отмечено. Вариация значений толщины грибного чехла ЭМ *Pinus* сопряжена с вариацией содержания легких лантаноидов в Карнаволоке и Лебещине. С вариацией значений доли мицелиального чехла изучаемых образцов корреляции не установлено.

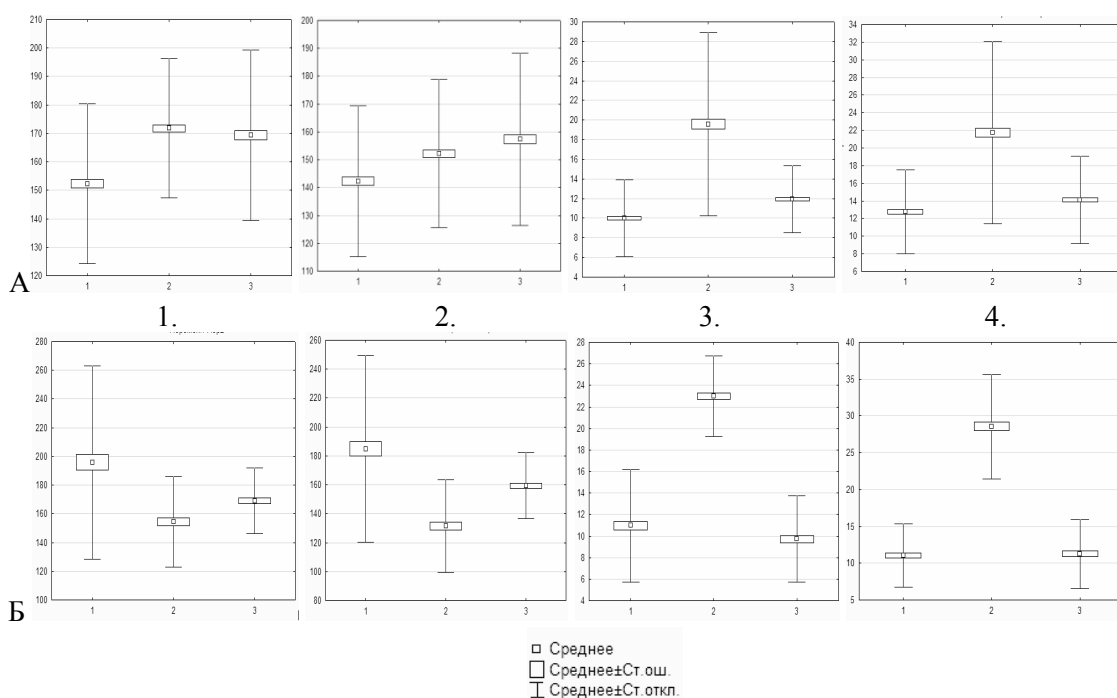


Рис. 2. Диаграммы размаха средних значений параметров ЭМ *Picea* (А) и *Pinus* (Б) в образцах Карнаволока (1), Лебещины (2) и фоновых (3):

1. общий радиус эктомикоризного окончания, мкм; 2. радиус корня в эктомикоризном окончании, мкм;
3. толщина мицелиального чехла, мкм; 4. доля мицелиального чехла в объеме эктомикоризного окончания, %

Сопряженность вариации (г) содержания РЗЭ в почвенных образцах неразрабатываемых выходов ШП и значений грибного компонента – толщины (n) и доли чехла (d) – в ЭМ *Picea* и *Pinus*

РЗЭ	Карнаволок						Лебещина					
	Среднее содержание, мг/кг	<i>Picea</i>		<i>Pinus</i>		Среднее содержание, мг/кг	<i>Picea</i>		<i>Pinus</i>		Среднее содержание, мг/кг	Среднее содержание, мг/кг
		n, мкм (10,1 ± 2,4)	d, % (12,8 ± 0,3)	n, мкм (10,9 ± 0,4)	d, % (11,0 ± 0,3)		n, мкм (19,9 ± 0,7)	d, % (21,7 ± 0,5)	n, мкм (23,0 ± 0,6)	d, % (28,6 ± 0,6)		
Y	12,9 ± 1,7	0,6	0,9	-0,2	-0,2	10,6 ± 1,9	0,3	0,2	0,2	0,4		
La	12,3 ± 3,0	0,1	0,2	0,8	-0,7	9,3 ± 1,8	-0,4	-0,3	0,8	0,4		
Ce	21,1 ± 4,0	0,5	0,6	-0,4	-0,2	17,9 ± 3,6	-0,1	-0,1	0,7	0,4		
Pr	2,6 ± 0,5	0,3	0,6	-0,5	-0,4	2,0 ± 0,4	-0,5	-0,3	0,6	0		
Nd	11,0 ± 2,0	0,5	0,7	-0,6	-0,4	9,0 ± 1,7	-0,2	-0,1	0,7	0,3		
Sm	2,4 ± 0,3	0,7	0,9	-0,4	-0,3	1,9 ± 0,3	-0,2	-0,1	0,7	0,3		
Eu	0,6 ± 0,07	0,8	0,9	0,1	0,1	0,5 ± 0,09	-0,1	-0,1	0,5	0,2		
Gd	2,3 ± 0,3	0,9	0,9	-0,1	0,1	1,7 ± 0,3	-0,1	-0,1	0,4	0,2		
Tb	0,4 ± 0,05	0,8	0,9	-0,1	0,1	0,3 ± 0,04	-0,1	-0,1	0,3	0,2		
Dy	2,3 ± 0,3	0,8	0,9	0,1	0,1	1,8 ± 0,3	-0,1	-0,1	0,3	0,3		
Ho	0,4 ± 0,07	0,8	0,9	0,1	0,1	0,3 ± 0,06	0,2	0,2	0,2	0,4		
Er	1,4 ± 0,2	0,7	0,9	0,2	0,2	1,1 ± 0,2	0,2	0,1	0,2	0,4		
Tm	0,2 ± 0,03	0,7	0,9	0,3	0,3	0,1 ± 0,02	0,2	0,1	0,1	0,2		
Yb	1,3 ± 0,2	0,6	0,8	0,1	0,1	1,1 ± 0,2	0,3	0,3	0,2	0,3		
Lu	0,2 ± 0,03	0,7	0,9	0,4	0,3	0,2 ± 0,05	0,2	0,1	0,1	0,2		
ΣLREE	49,9 ± 9,7	0,5	0,7	-0,6	-0,4	40,5 ± 7,9	-0,1	-0,1	0,7	0,3		
ΣHREE	8,4 ± 1,2	0,8	0,9	0,1	0,1	6,6 ± 1,1	-0,1	-0,1	0,3	0,3		
ΣREE + Y	71,2 ± 11,8	0,6	0,8	-0,3	-0,2	57,6 ± 10,0	0,1	0,1	0,5	0,2		

Примечание: n – толщина мицелиального чехла в эктомикоризном окончании (в скобках указано среднее значение параметра), d – доля мицелиального чехла в объеме эктомикоризного окончания; цветом отмечены коэффициенты корреляции, достоверные при $p < 0,05$; жирным выделены средние содержания РЗЭ, достоверно превышающие фоновые

Статистически достоверные различия в значениях изучаемых морфолого-анатомических параметров ЭМ – плотность ЭМ, размер общего радиуса эктомикоризного окончания, радиус корня в нем – не демонстрируют связи с содержанием в почве РЗЭ и их вариация, вероятно, может быть объяснена иными факторами.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ, грант № 16-45-100632/16.

Литература

Бахмет О. Н., Федорец Н. Г. Почвенный покров // Сельговые ландшафты Заонежского полуострова: природные особенности, история освоения и сохранения. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. С. 47–50.

Веселкин Д. В. Изменчивость анатомических параметров эктомикоризных окончаний разного строения // Микология и фитопатология, 2003. Т. 37. Вып. 1. С. 22–29.

Згуральская Л. М., Морозова Р. М. Биологическая активность почв на шунгитовых породах // Почвоведение, 2003, № 1. С. 90–96.

Кикеева А. В. Сверхтяжелые металлы в почвах на шунгитовых породах // Материалы пятой международной научно-практической конференции Экологическая геология: теория, практика и региональные проблемы. Севастополь. 2017. С. 69–72.

Иванов В. В. Экологическая геохимия элементов. Редкие f-элементы. М.: Экология, 1997б. Кн. 6. 606 с.

Органическое вещество шунгитонесных пород Карелии (генезис, эволюция, методы изучения) / Под ред. М. М. Филиппова. А. И. Голубева. Петрозаводск, 1994. 207 с.

Федорец Н. Г., Бахмет О. Н., Солодовников А. Н., Морозов А. К. Почвы Карелии: геохимический атлас. Институт леса КарНЦ РАН. М.: Наука. 2008. 47 с.

Чаженгина С. Ю., Рожкова В. С. РЗЭ в почвах и карьерных водах, приуроченных к месторождениям шунгитовых пород // Экологическая геология: теория, практика и региональные проблемы, Воронеж. 2015. С. 279–282.

Чаженгина С. Ю., Товпенец Т. Ю., Кикеева А. В. Выветривание углеродистого вещества шунгитовых пород: экологические и геохимические аспекты // Материалы пятой международной научно-практической конференции Экологическая геология: теория, практика и региональные проблемы. Севастополь. 2017. С. 100–103.

СТРУКТУРА И ПРОДУКТИВНОСТЬ МИКОЦЕНОЗОВ КОРЕННЫХ ЛЕСОВ БАСЕЙНА р. ЩУГОР (НАЦИОНАЛЬНЫЙ ПАРК «ЮГЫД ВА»)

Кириллов Д. В., Паламарчук М. А.

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, kirdimka@mail.ru

В данной публикации представлены результаты работ по изучению микобиоты в южной части национального парка «Югыд ва». Бассейн реки Щугор является белым пятном на микологической карте республики Коми, поскольку до последнего времени здесь не было проведено каких-либо исследований по грибам и нет никаких данных по этим объектам. И это удивительно, поскольку данная территория просто уникальна. Она охватывает неповторимое сочетание незатронутых антропогенной деятельностью девственных таежных местообитаний, включающих как типично европейские, так и азиатские биоценоотические комплексы и их элементы.

Основной целью проводимых исследований была инвентаризация видового разнообразия, изучение качественных и количественных параметров биоты макромицетов бассейна р. Щугор.

Работы выполнены на основе специальной методики оценки микобиоты, представляющей собой адаптированный нами к условиям Республики Коми гибрид, сложенный из методов оценки биоразнообразия Алана Фиста (Feest, 1999; Feest, 2006; Feest, 2009) и рекомендаций Протоколов по организации изучения макромицетов на пробных площадях (Mueller et al., 2004). Методика построена на изучении плодовых тел. На заранее выбранном ключевом участке закладывали пробную площадь (ПП, 500 м²) состоящую из 10 учетных площадок, каждая в виде окружности с радиусом 4 м и площадью 50 м². С каждой учетной площадки производили сбор всех встреченных плодовых тел макромицетов. Учет однократный, его момент совпадает с периодом массового плодоношения грибов в большинстве местообитаний. В лабораторных условиях разбирали коллекции по каждой площадке – определяли число видов, число плодовых тел (ПТ) каждого вида и их массу. Образцы, требующие специальных методов идентификации, гербаризировали и определяли

по общепринятым методам. Полученные результаты заносили в специальные ведомости и обобщали в формате «грибной карты» – списка видов грибов, в котором приведены ценотические показатели микобиоты как в целом по местообитанию, так и по каждому виду.

Исследования проводили на двух ключевых участках (р-н бывшей деревни Мичабечевник и р-н Нижних ворот р. Щугор). Наиболее распространенными и широко представленными здесь растительными сообществами являются темнохвойные леса, а именно – ельники чернично-зеленомошные. В качестве ключевых участков нами были выбраны два их варианта: а) долинный (пойменный) ельник чернично-зеленомошный, приуроченный к равнинному участку в пойме р. Щугор. Древостой в нем сложен преимущественно *Picea obovata*, с небольшой примесью лиственных пород *Betula pubescens* и *B. tortuosa*; и б) склоновый ельник чернично-зеленомошный, расположенный на выположенном склоне коренного берега р. Щугор, на участке с близким залеганием скальных пород. Кроме ели сибирской, здесь в древостое присутствует примесь *Abies sibirica*, *Betula pubescens* и *Pinus sibirica*.

На данных ключевых участках нами были заложены пробные площади для изучения параметров грибных сообществ. Результаты проведенных исследований представлены в табл. 1.

На заложенных площадках выявлено в общей сложности 138 видов и внутривидовых таксонов макромицетов, в том числе 6 новых для Республики Коми. Наибольшее число видов (115) отмечено в микобиоте склонового ельника чернично-зеленомошного. Количество выявленных здесь таксонов в два раза превышает видовое разнообразие, отмеченное в сосняке кустарничково-зеленомошном – наиболее богатом типе местообитаний грибов в таежной зоне (табл. 1). Приведенные данные по числу выявленных видов характеризуют только фазу массового плодоношения позднелетнего слоя – основного слоя грибного сезона в Республике Коми. С учетом других слоев грибного года видовые списки для этих местообитаний могут быть несколько расширены.

Таблица 1. Результаты статистической оценки биоразнообразия макромицетов в исследованных местообитаниях

Показатели	Щ01-2016. Ельник чернично-зеленомошный, старый. Долинный	Щ02-2016. Ельник чернично-зеленомошный, старый. Склоновый	***3-2014. Сосняк бруснично-чернично-зеленомошный
Видовое богатство, видов/500 м ²	41	115	59
Индекс Симпсона*	0,098 (0,180)	0,188 (0,323)	0,065 (0,108)
Индекс Бергера-Паркера *	0,220 (0,361)	0,419 (0,548)	0,115 (0,208)
Индекс Шеннона	2,835	2,923	3,129
Плотность ПТ, шт/1000 м ²	726,0	4268,0	3140,0
Продуктивность микоценоза, кг/га	38,8	141,8	77,6
Индекс редкости, M (S)	1,96 (1,57)	2,11 (1,44)	2,04 (1,10)
Соотношение Мг / St**, %	53,7 / 46,3	47,8 / 52,2	47,5 / 52,5

Примечание: * – значения без скобок рассчитаны по обилию ПТ видов, в скобках – по биомассе видов; ** – здесь и далее, трофические группы грибов – Мг (микоризообразователи), St (сапротрофные виды); *** – в качестве сравнительного материала использованы данные оценки микобиоты в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном из среднетаежной подзоны Республики Коми.

Оценка биоразнообразия микобиоты с помощью специальных индексов, построенных по двум критериям (обилию и биомассе видов) показала, что оба варианта ельников значительно уступают по составу и видовому богатству соснякам бруснично-чернично-зеленомошным, т.к. значение индексов доминирования Симпсона и Бергера-Паркера здесь было наименьшим (табл. 1). Микобиота склонового ельника оказалась самой несбалансированной, здесь наблюдается резкое доминирование опенка осеннего северного (*Armillaria borealis*). Относительная плотность и биомасса этого вида составила почти половину (42 и 55 % соответственно) от суммарного значения этих показателей для биоты грибов в целом. Структура грибных сообществ в ельнике долинном отличается более выровненными чертами, некоторый дисбаланс здесь вносят виды с мелкими плодовыми телами и высокой их плотностью – доля трех видов (*Gymnopus androsaceus*, *G. perforans* и *Humaria hemisphaerica*) составляет 48 % от суммарной плотности всех видов. Неравенство в структурах микобиот объясняется, прежде всего, степенью благоприятности экологических условий во включающих их биоценозах. Если они хороши для большинства видов грибов – уровень доминирования будет невысоким, как в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном (ППЗ-2014).

Значения индексов продуктивности (плотность плодовых тел и их биомасса) для изученных группировок представлены в табл. 1. Наиболее продуктивным сообществом является ельник склоновый – суммарное значение плотности плодовых тел и их биомассы в несколько раз превышает показатели для других местообитаний. Как уже было сказано, лидирующее положение здесь обеспечивает один вид – опенок осенний северный (табл. 2), на его долю приходится более половины от всей биомассы грибного сообщества. Широкое распространение вид получил по причине наличия значительного количества подходящих субстратов. Исследованный участок склонового ельника – это ненарушенный массив старого леса, так называемая, «девственная тайга» – с большими объемами древесного опада, валежа и прочих элементов отмершей древесины, которые служат превосходным субстратом для *Armillaria borealis*. Вид в данных условиях даже сменил характерную для него в среднетаежной подзоне наствольную локализацию и перешел на подстилочный ярус, где занял доминирующее положение. Наши наблюдения позволяют сделать вывод, что *Armillaria borealis*, при его доминировании в микобиоте, можно считать хорошим индикатором «девственных лесов».

Таблица 2. Виды-доминанты изученных микобиот ельников чернично-зеленомошных (по данным оценки с помощью индекса ценотической важности видов (ИМПИ*))

Щ 01-2016. Ельник чернично-зеленомошный, старый с березой. Долинный	Щ 02-2016. Ельник чернично-зеленомошный, старый, с березой и кедром. Склоновый
<i>Cortinarius armillatus</i> (Mr)**	<i>Armillaria borealis</i> (St)
<i>Russula decolorans</i> (Mr)	<i>Humaria hemisphaerica</i> (St)
<i>Lactarius rufus</i> (Mr)	<i>Gymnopus perforans</i> (St)
<i>Gymnopus androsaceus</i> (St)	<i>Cortinarius armillatus</i> (Mr)
<i>Hydnum repandum</i> (St)	<i>Cudonia confusa</i> (St)
Доля биомассы группы – 68,0 %	Доля биомассы группы – 67,7 %
<i>Gymnopus perforans</i> (St)	<i>Xeromphalina campanella</i> (St)
<i>Humaria hemisphaerica</i> (St)	<i>Suillus intermedius</i> (Mr)
<i>Gymnopilus sp.</i> (St)	<i>Cortinarius sp. I</i> (Mr)
<i>Cortinarius brunneus</i> (Mr)	<i>Russula decolorans</i> (Mr)
<i>Lactarius necator</i> (Mr)	<i>Mycena pura</i> (St)
Доля биомассы группы – 11,2 %	Доля биомассы группы – 11,0 %

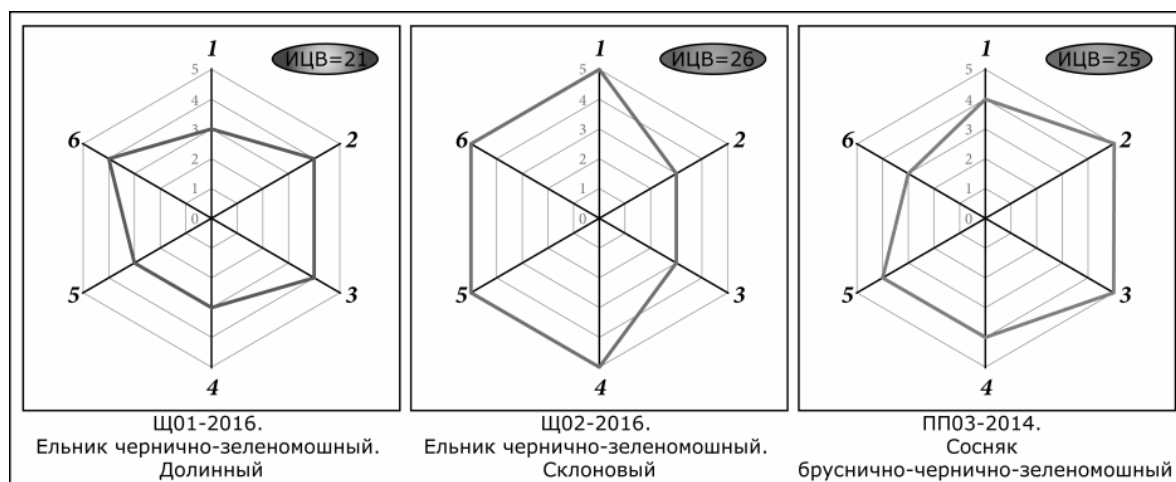
Примечание: * – индекс ценотической важности (ИМПИ) определяется как сумма результатов балльной оценки каждого вида по трем ценотическим параметрам: частоте встречаемости, плотности плодовых тел и биомассе); ** – в скобках приведены трофические группы грибов.

Невысокая продуктивность микобиоты в долинном ельнике чернично-зеленомошном обусловлена, прежде всего, бедностью субстратов, которая служит первопричиной ограниченности видового состава сапротрофных видов грибов. Причем доминируют здесь сапротрофы на опаде и подстилочные с мелкими и легкими плодовыми телами (*Gymnopus androsaceus*, *G. perforans*, *Hydnum repandum*, *Humaria hemisphaerica*). Более приспособленными к небогатым субстратам оказываются микоризообразующие виды, которые за счет сотрудничества с деревьями могут благополучно существовать в стрессовых условиях. В долинном ельнике симбиотрофные виды *Cortinarius armillatus*, *Russula decolorans* и *Lactarius rufus* вошли в первую тройку доминирующих видов. Стоит заметить, что все они являются микоризообразователями с березой, которая как примесь встречается в пойменных ельниках. Вклад этих видов в общую биомассу составляет более 60 %. Поскольку распространение этих видов ограничено низкой встречаемостью березы в составе пойменного ельника, то и общая продуктивность грибов в этом местообитании остается низкой.

На основании данных по степени распространения вида в таежной зоне, полученных из литературных источников, редкость каждого вида оценивали по десятибалльной шкале. Первые пять позиций оценивали по частоте встречаемости, а с 6 по 10 баллы применяли для видов, включенных в Красную книгу Республики Коми (2009), соседних регионов и России (2008). Среднее арифметическое значений баллов оценки редкости по всем видам дает индекс редкости для микобиоты в целом. Оба исследованных варианта местообитаний имеют высокие значения индекса редкости (табл. 1), что обусловлено наличием редких видов грибов. В предгорных ельниках выявлено два вида, включенные в Красную книгу Республики Коми (2009) – *Suillus placidus* и *Clavariadelphus pistillaris*, а в долинных ельниках один вид – *Clavariadelphus pistillaris*.

Подвести итог под представленными выше результатами позволяет суммарный индекс цено-тической важности микобиоты, в котором обобщены значения всех рассмотренных выше флористических и цено-тических показателей для рассмотренных группировок. Каждый показатель оценивали по пятибалльной шкале (5 – максимальное значение).

Наиболее интересна по составу и цено-тическим признакам микобиота склонового ельника зеленомошного. Значение индекса цено-тической важности (ИЦВ) здесь самое высокое – 26 баллов. Несмотря на значительное видовое богатство (рис., ось 1), биота грибов здесь несбалансированная – по показаниям осей 2 и 3, можно предположить наличие одного высокодоминантного вида. Исследования показали, что этот вид – *A. borealis* – дереворазрушающий сапротроф, который в данном местообитании распространен повсеместно, имеет очень хорошую жизнеспособность и достаточно ресурсов к воспроизводству (оси 4, 5). В естественных условиях значительные запасы отмершей древесины (основного субстрата для *A. borealis*) характерны для нетронутых хозяйственной деятельностью массивов старовозрастных темнохвойных лесов. Следовательно, обилие опенка осеннего свидетельствует о благоприятном экологическом состоянии предгорных ельников, об их «девственном» статусе.



Круговые диаграммы флористических и цено-тических признаков микобиот изученных местообитаний. Обозначения осей:

1 – число видов; 2 – ИДС (обилие видов); 3 – ИДС (биомасса); 4 – плотность ПТ; 5 – биомасса ПТ; 6 – индекс редкости

Для долинного ельника чернично-зеленомошного характерна достаточно сбалансированная по видовому составу, но небогатая видами микобиота (рис., оси 1, 2, 3). Ограниченность видового состава – это показатель бедности или однообразности субстратов, которые пригодны для обитания узкого спектра видов. В случае зеленомошных ельников, где преобладающими типами субстрата являются древесный опад и подстилка, доминирующей группой видов будут соответственно подстилочные сапротрофы и на опаде. Это обычно виды с многочисленными и мелкими плодовыми телами. Несмотря на высокую плотность, суммарная биомасса легких плодовых тел остается невысокой, отсюда и невысокая оценка местообитания по показателям 4 и 5 (рис.). В долинном ельнике выявлена группа симбиотрофных видов грибов с относительно крупными плодовыми телами. Большинство из них связаны с вторичной древесной породой – березой, которая единично встречается в лесонасаждениях, поэтому значительно увеличить общую продуктивность рассматриваемой микобиоты они не могут. В целом, качество условий обитания для выявленных видов в долинном ельнике чернично-зеленомошном благоприятное и состояние популяций большинства видов находится на удовлетворительном уровне – грибные организмы имеют необходимые ресурсы для воспроизводства и не испытывают негативных воздействий извне.

Оба рассмотренных варианта ельников отличаются высоким значением индекса редкости (рис.1, ось 6), что увеличивает природоохранную ценность территории нижнего течения р. Щугор.

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Структурно-функциональная организация растительных сообществ, разнообразие флоры, лишено- и микобиоты южной части национального парка «Югыд ва» (№ гос. регистрации AAAA-A16-116021010241-9).

Литература

- Красная книга Республики Коми: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Сыктывкар: Ин-т биологии Коми НЦ УрО РАН, 2009. 791 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.
- Feest A. A practical methodology for surveying the macrofungus flora (Agarics, Boletes and Gasteromycetes) of a site for conservation // *Journal of Practical Ecology and Conservation*, 1999. Vol. 3. P. 23–32.
- Feest A. Establishing baseline indices for the quality of the biodiversity of restored habitats using a standardized sampling process // *Restoration Ecology*, 2006. 14 (1). P. 112–122.
- Feest A. The biodiversity quality of forest macrofungi and forest management // *Management of Environmental Quality: An International journal*, 2009. 20 (1). P. 21–32.
- Mueller G. M. et al. Recommended protocols for sampling macrofungi // *Biodiversity of fungi: inventory and monitoring methods*. Amsterdam; Boston: Elsevier, 2004. P. 106–172.

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПОЧВЕННЫХ МИКРОМИЦЕТОВ ПОСТАГРОГЕННЫХ ТАЕЖНЫХ И ТУНДРОВЫХ ЭКОСИСТЕМ РЕСПУБЛИКИ КОМИ

Ковалева В. А., Лаптева Е. М., Виноградова Ю. А., Перминова Е. М., Денева С. В.,
Панюков А. Н., Холопов Ю. В.

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, kovaleva@ib.komisc.ru

Процесс постагрогенного преобразования экосистем в настоящее время имеет большой научный интерес в виду того, что большие площади сельскохозяйственных угодий Российской Федерации остались заброшенными после экономического кризиса 90-х годов прошлого столетия (Люри и др., 2010). На месте некогда возделываемых агроценозов возникают постагрогенные экосистемы, отличающиеся от зональных составом и структурой растительного сообщества и, как следствие особенностями биологического круговорота (Телеснина, 2015). Смена растительного покрова определяет закономерности трансформации почв после перехода пахотных угодий в стадию залежи (Владыченский и др., 2013). Для оценки этапов эволюции и возможности возврата в сельскохозяйственный оборот залежей необходимо изучение растительного покрова и почв (Владыченский и др., 2009).

Микробиоты – это важнейший компонент микробиоценоза, участвующий в почвообразовательных процессах и функционировании почв. Изучение таксономической структуры и видового состава микробиот почв постагрогенных почв позволяет в перспективе выйти на количественную и качественную оценку постагрогенной трансформации в условиях таежной и тундровой зоны.

Цель исследования – проанализировать структуру и состав сообществ почвенных микробиот почв постагрогенных экосистем таежной и тундровой зоны Республики Коми.

Изучение сообществ почвенных микробиот в постагрогенных экосистемах проводили в подзоне средней тайги (на территории Сыктывдинского района Республики Коми) и в подзоне южной кустарниковой тундры (на территории Воркутинского района Республики Коми).

В таежной зоне выделены следующие участки исследования: косимый разнотравно-злаковый луг, образованный на месте пашни; березово-осиновый молодняк 20–25 лет; условно-коренная растительность – зрелый ельник зеленомошный с участием сосны. Как показали исследования, проведенные Г. Я. Елькиной с соавторами (Елькина и др., 2013), характер восстановительной сукцессии во многом обусловлен историей освоения пахотных угодий, условиями агрорежима, дальнейшим использованием залежи. В таежной зоне оставленный без обработки участок пашни зарос многолетними травами, его используют в качестве сенокосного угодья. Регулярное кошение трав препятствует внедрению древесной растительности, что способствует сохранению луговой стадии деградации на протяжении длительного времени (около 20 лет). В травостое преобладают луговые злаки и разнотравье. Изменение почвы на залежных участках происходит менее интенсивно, чем растительности. На первых этапах сукцессии сохраняются признаки, присущие агроземам. Вместе с тем в верхней части профиля формируется серогумусовый (дерновый) горизонт.

Наиболее интенсивной демулационной сукцессии подвержен заброшенный участок пашни с низкой мощностью обработки и невысоким плодородием. На этом участке рудеральная стадия демулации быстро сменилась луговой, которая постепенно переходит в стадию мелколиственных молодняков. Под деревьями формируется маломощный (до 3 см) подстильно-торфяной горизонт.

В результате микробиологического анализа всего из исследуемых почв в средней тайге выделено 45 вида грибов из 11 родов и три формы стерильного мицелия. Их распределение по крупным таксонам следующее: отдел *Zygomycota* – 12 видов из 3 родов, отдел *Ascomycota* – 33 вида из 8 родов.

Отдел *Zygomycota* наиболее широко представлен видами из родов *Mortierella* и *Mucor*, по 5 видов. По высокой частоте встречаемости и обилию доминирующее положение в почвах коренного ельника и разнотравно-злакового луга занимают виды из рода *Umbelopsis* – *U. isabellina*, *U. ramanniana*.

Большая часть обнаруженных видов грибов относящихся к отделу *Ascomycota*, представлены анаморфными стадиями. Самый обширный по богатству видов род – *Penicillium* – 21 вид. Остальные роды аскомицетных грибов представлены небольшим количеством видов.

Из почвы коренного ельника выделено 24 вида микромицетов и три формы стерильного мицелия. Основу микромицетного комплекса составляют виды рода *Penicillium*, среди которых по обилию и частоте встречаемости доминировали *P. canescens*, *P. chrysogenum*, *P. italicum*, *P. thomii*, *P. waksmanii*, *Penicillium sp.* Кроме грибов рода *Penicillium* высокой частотой встречаемости и обилием вида характеризовалась светлоокрашенная форма стерильного мицелия.

Почва березово-осинового леса характеризуется невысоким видовым разнообразием микромицетов – 25 видов с доминирующим положением анаморфных аскомицетов. По частоте встречаемости и относительному обилию доминируют *Penicillium camemberti*, *P. lanosum*, *P. tardum*, *P. thomii* и светлоокрашенный стерильный мицелий. В отличие от коренного ельника микоценоз почвы мелколиственного леса характеризуется присутствием видов рода *Trichoderma*.

Из почвы разнотравно-злакового луга выделено 22 вида грибов из 7 родов. В отличие от микоценозов почв коренного ельника и березово-осинового молодняка микоценоз почвы разнотравно-злакового луга характеризуется относительно высоким разнообразием видов рода *Mucor*. По частоте встречаемости и обилию видов доминируют *Umbelopsis ramanniana* и стерильный мицелий.

Различия комплексов микромицетов по видовому разнообразию и структуре в биоценозах вторичной сукцессии обусловлены в наибольшей степени спецификой растительного опада. Наряду с видами, специфичными в почве конкретного биогеоценоза (например, для почв под разнотравно-злаковым лугом – *Mortierella humicola*, *Mucor circinelloides*, *M. plumbeus*, *M. racemosus*, *Penicillium decumbens*, *P. digitatum* и др., под березово-осиновым лесом – *Mortierella alpina*, *M. polycephala*, *Paecilomyces carneus*, *Penicillium brevicompactum*, *Trichoderma album* и др., под ельником – *Cladosporium cladosporioides*, *Monilia geophila*, *M. koningii*, *Oospora sp.*, *Penicillium expansum*, *Penicillium raistrickii*), в исследуемых почвах установлена сходная группа видов, включающая *Geomyces pannorum*, *Mortierella sp.*, *P. camemberti*, *P. canescens*, *P. lanosum*, *P. thomii*, *Penicillium sp.*

В тундровой зоне исследованы микоценозы почв ерничково-ивняковой моховой тундры (климаксовая экосистема) и разновозрастных постагрогенных экосистем (46 и 14 лет). Экосистема 46-летней залежи представлена близким к коренной тундре фитоценозом (ивняково-ерничково-кустарничково-моховая тундра), однако почва еще сохраняет морфологические черты агрозема. Экосистема 14-летней залежи сохранила в целом облик агроэкосистемы (сеянный многолетний луг) и представлена разнотравно-мятликовым лугом.

Из почвы ерничково-ивняковой моховой тундры выделено 21 вид микромицетов, принадлежащих к 8 родам, и две формы стерильного мицелия. Подавляющее число видов относится к анаморфным грибам – 16 видов из родов *Geomyces*, *Cladosporium*, *Geomyces*, *Penicillium*, *Trichoderma*; зигомицеты насчитывали 5 видов из родов *Mortierella*, *Mucor*, *Umbelopsis*; сумчатые грибы представлены одним видом – *Chaetomium globosum*. Доминирующее положение по числу видов занимает род *Penicillium*, остальные роды насчитывали в основном 1-2 вида.

Почва 46 летней залежи характеризуется несколько большим видовым разнообразием. Из почвы выделено 24 вида грибов из 9 родов, половина из которых принадлежит к анаморфным грибам рода *Penicillium*.

Комплекс микромицетов почвы 14-летней залежи характеризуется, как и все исследуемые, преобладанием в таксономической структуре анаморфных аскомицетов с наиболее широким представительством рода *Penicillium*. Всего из почвы выделено 19 видов из 6 родов.

При относительно большом разнообразии рода *Penicillium*, он доминирует и по общему обилию видов во всех вариантах почв. В почвах ерnikово-ивняковой тундры и 46-летней залежи высоким обилием характеризовались *Geomyces pannorum* и стерильный мицелий, типичные представители тундровых почв. В почве 14-летней залежи, кроме перечисленных выше, значительно увеличивается относительное обилие видов рода *Cladosporium*, что связано с составом напочвенного покрова. Вид *Cladosporium cladosporioides* типичный компонент подстилочного комплекса травянистых экосистем.

Из почвы ерnikово-моховой тундры наиболее часто выделялись следующие виды: *Geomyces pannorum*, *Penicillium kapuscinskii*, *P. tardum*, *P. lanosum* и стерильный мицелий. В почве 46-летней залежи по частоте встречаемости кроме *Geomyces pannorum* и *Penicillium kapuscinskii* доминировали виды *P. camemberti* и *P. thomii*.

Комплекс типичных видов микромицетов почвы разнотравно-мятликого луга представлен в основном случайными и редкими видами, что может указывать на перестройку сообщества микромицетов. К доминантам относится только один вид – *Penicillium lanosum*.

Из исследованных нами почв повсеместно высевались виды *Mucor hiemalis*, *Cladosporium cladosporioides*, *Geomyces pannorum*, *Penicillium camemberti*, *P. canescens*, *P. kapuscinskii*, *P. lanosum*, *P. raciborskii*, *P. tardum*, *P. thomii*, *Penicillium sp.*, *Trichoderma sp.* и стерильный мицелий. Из видов, приуроченных к конкретным экологическим условиям, четко выявлялись *Umbelopsis ramanniana*, *Chaetomium globosum*, *T. sympodanum*, которые входят в структуру миксоценоза почвы ерnikово-ивнякового мохового биогеоценоза. Виды *Mucor sp.*, *M. racemosus*, *Aspergillus fumigatus*, *Trichoderma polysporum* выделялись только из почвы 14-летней залежи, а для почвы 46-летней залежи характерно присутствие видов *Umbelopsis isabellina*, *U. vinacea*, *Trichoderma piluliferum*, *Spicaria decumbens*, *Verticillium sp.*

В почвах под биоценозами вторичной сукцессии, инициируемой прекращением сельскохозяйственного использования, происходят существенные изменения в составе и относительном обилии микроскопических грибов. Видовое богатство и разнообразие почвенных микроскопических грибов с учетом их относительного обилия растут при движении от луга к предклимаксовой стадии и снижаются в коренном (климаксом) биоценозе, что соответствует характеру изменения видового богатства растительных сообществ.

Работа выполнена при финансовой поддержке проектов УрО РАН № 18-8-49-17 «Продуктивность сельскохозяйственных культур и ее связь с особенностями трансформации и стабилизации почвенного органического вещества в пахотных угодьях Европейского Северо-Востока (на примере средней тайги Республики Коми)»; «Микробные сообщества криогенных почв как основа стабильного функционирования наземных экосистем Арктики и Субарктики в условиях меняющегося климата и антропогенного воздействия» Регистрационный номер: АААА-А17-117122190039-0.

Литература

Владыченский А. С., Телеснина В. М., Румянцева К. А., Чалая Т. А. Органическое вещество и биологическая активность постагрогенных почв южной тайги (на примере Костромской области) // Почвоведение, 2013. № 5. С. 570–582.

Владыченский А. С., Телеснина В. М., Румянцева К. А., Филимонова С. И. Динамика некоторых свойств постагрогенных почв южной тайги в связи с особенностями смены растительности // Вестн. Московского ун-та. Сер. 17. Почвоведение, 2009. № 1. С. 3–11.

Елькина Г. Я., Лаптева Е. М., Лиханова И. А., Холопов Ю. В. Особенности сукцессионных изменений растительности и почвы на залежных землях средней тайги // Актуальные проблемы региональной экологии и биодиагностика живых систем: Мат-лы XI Всерос. научно-практической конф.-выставки инновационных экологических проектов с международным участием. Киров, 2013. С. 279–281.

Люри Д. И., Горячкин С. В., Караваева Н. А., Денисенко Е. А., Нефедова Т. Г. Динамика сельскохозяйственных земель России в XX веке и постагрогенное восстановление растительности и почв. М.: ГЕОС, 2010. 412 с.

Телеснина В. М. Постагрогенная динамика растительности и свойств почвы в ходе демулационной сукцессии в южной тайге // Лесоведение, 2015. № 4. С. 293–306.

HERICIUM ERINACEUS – ЦЕННЫЙ ИСТОЧНИК БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ

Коваленко С. А., Охлопкова Н. П.

Институт леса НАН Беларуси, snejana.kovalenko@mail.ru

HERICIUM ERINACEUS – A VALUABLE SOURCE OF BIOLOGICALLY ACTIVE AGENTS

Kovalenko S. A., Akhlopkava N. P.

The main biochemical indicators of fruit bodies of *Hericium erinaceus* (Bull.) Pers. are given in the article: antioxidant activity, micro and macrocells content, Riboflavinum, monosaccharides, ergosterin, amino-acid structure. It has been found out that xylotroph basidium fungi *H. erinaceus* has valuable pharmacological properties and can be used as a producer of biologically active agents.

В последние десятилетия человечеством ведется поиск новых антибиотических и других лекарственных средств, имеющих высокую активность, нетоксичных и не вызывающих нежелательных побочных эффектов. Перспективным источником лекарственных веществ являются базидиальные грибы (класс *Basidiomycetes*), насчитывающие свыше 16 тысяч видов (Краснопольская, 1998). Грибы продуцируют различные биологически активные вещества со специфическим химическим составом, не имеющим аналогов в растительном и животном мире. При постоянном употреблении грибов в пищу, их биологически активные вещества способствуют регуляции всех функций организма, улучшению обмена веществ и стимуляции иммунной системы человека, ускоряют выведение из организма радионуклидов, тяжелых металлов и токсинов.

В Беларуси промышленное производство функциональных препаратов на основе грибов только развивается. Учеными Института микробиологии НАН Беларуси совместно с унитарным предприятием диагностических и лекарственных препаратов «Диалек» концерна «Белбиофарм» были созданы 4 биологически активные добавки к пище (БАД) из глубинного мицелия грибов: «Лентин», «Диалентин», «Рейшидин», «Летипорин». Основой получения БАД «Лентин», «Диалентин» и «Рейшидин» явились фармкультуры полисахаридсинтезирующих грибов *Lentinula edodes* и *Ganoderma lucidum*, «Летипорин» – *Laetiporus sulphureus*.

Гериций гребенчатый (*Hericium erinaceus* (Bull.) Pers.) приобретает популярность благодаря многочисленным научным исследованиям и выявлению его уникальных свойств. Мицелий и плодовые тела *H. erinaceus* являются перспективным сырьем для изготовления биологически активных экстрактов. Согласно литературным данным, *H. erinaceus* имеет широкий перечень терапевтических свойств, экспериментально доказаны антиоксидантные, гиполипидемические, бактерицидные, гастропротекторные свойства (Бухало и др., 2011; Friedman, 2015; Jiang et al., 2014; Kim et al., 2012). *H. erinaceus* применяется для лечения невралгий и легкой формы олигофрении (Jiang et al., 2014).

Из свежих плодовых тел, мицелия и культуральной среды гериция изолированы низкомолекулярные соединения, относящиеся по химической природе к фенолам (поликетонам) – гериценоны (А и В) и жирные кислоты (У-А-2) Их использование дает такой же эффект при лечении рака, как и химиотерапия (Mizuno et al., 1992). Герициноны А и В подавляли цитотоксический эффект HeLa S3 клеток. Гериценоны С, D, E, F, G и H индуцируют синтез фактора роста нервных клеток, что объясняет положительный эффект применения препаратов на основе гериция при лечении болезни Альцгеймера (Kawagishi et al., 1996).

В Японии и Китае препараты из этого гриба производятся для лечения раковых заболеваний, хронических бронхитов, используются как гепатопротекторы и для восстановления нервной системы.

Химический состав *H. erinaceus* определяет его пищевую ценность и органолептические свойства, зависит от штамма гриба, его возраста, субстрата, условий выращивания. Объектом исследования были свежие плодовые тела штамма 287 *H. erinaceus* из коллекции штаммов грибов ГНУ «Институт леса НАН Беларуси» (рис.).

Невысокая скорость роста и низкая сопротивляемость конкурирующим грибам–микробиотам делают возможным искусственное интенсивное культивирование *H. erinaceus* только по абсолютно стерильной технологии. Наиболее удобно, вырастить гериций на стеклососудах, доверху плотно заполненных влажным автоклавированным субстратом, поверхностно инокулированным

качественным (стерильным) посевным мицелием, и постоянно (при подготовке, инокуляции, заражении и плодоношении) прикрытых двумя слоями фольги. Для получения плодовых тел гериция гребенчатого применяли субстраты из осиновых опилок, обогащенных отрубями. Осиновые опилки смешивали с ржаными отрубями в весовом соотношении 4 : 1. Субстрат увлажняли водой до 65 %, фасовали по 200 г в 0,5-литровые банки.



Карпофоры штамма 287 *Hericium erinaceus* (Bull.) Pers.

Биохимические анализы, проведенные в Республиканском контрольно-испытательном комплексе по качеству и безопасности продуктов питания РУП «Научно-практический центр НАН Беларуси по продовольствию», показали (табл. 1), что по питательной ценности гериций гребенчатый не уступает другим известным культивируемым грибам-ксилотрофам. Представленные данные показывают, что этот вид гриба содержит 2,75 % белка, 1,5 % золы, 0,1 % клетчатки. Экстракты плодовых тел грибов обладают высокой антиоксидантной активностью, которая у *H. erinaceus* составила 12 мг/100 г сырого вещества в эквиваленте аскорбиновой кислоты.

Таблица 1. Физико-химические показатели плодовых тел *H. erinaceus*

Вид гриба	Белок, %	Зола, %	Клетчатка, %	АОА, мг/100 г*	Эргостерин, мг/100 г	Витамин В ₂ , мг/100 г
<i>H. erinaceus</i>	3,75	1,5	0,1	12,0	41,21	0,261

* Примечание: антиоксидантная активность, выраженная в эквиваленте аскорбиновой кислоты.

Биологически активные соединения в съедобных грибах представлены полисахаридами. Они могут быть использованы в качестве функциональных пищевых ингредиентов или нутрицевтиков. Для более углубленного анализа полисахаридного состава биомассы гриба были определены его моносахариды. В биомассе *H. erinaceus* определено количество фруктозы, глюкозы, ксилозы и галактозы. Фруктоза и ксилоза – главные компоненты полисахаридов *H. erinaceus* (28,2 и 11,2 г/кг сырого вещества соответственно). Содержание глюкозы и галактозы составило соответственно 6,0 и 5,5 г/кг сырого вещества. Наиболее детально изучением биологически активных веществ *H. erinaceus* занимались японские исследователи Mizuno (1992), Kawagishi (1991) и др. Из плодовых тел этого гриба были выделены и идентифицированы 3 группы полисахаридов: β-глюкоксилян, глюкоксилян-протеиновый комплекс и галаксилоглюкан-протеиновый комплекс. Исследования, проведенные на мышах, показали, что все они обладают противоопухолевой активностью (Lee, Hong, 2010; Li et al., 2014; Wang et al., 2001).

Минеральный состав грибов представлен в таблице 2, где показаны уровни содержания восьми макро- и микроэлементов (в мг/кг сырого вещества). Выявлено, что *H. erinaceus* аккумулирует больше калия (6040 мг/кг) и фосфора (1115 мг/кг). По данным Н. А. Гресь, дефицит калия в организме жителей Беларуси выявлен в 33–59 % исследованных случаев, причем чаще – у женщин (Гресь, Скальный, 2011). Потребление населением макромицетов может снизить риск заболеваний, обусловленных дефицитом калия в рационе питания. Среди микроэлементов в тканях *H. erinaceus* преобладает железо (10 мг/кг).

Таким образом, порядок убывания концентраций металлов в плодовых телах *H. erinaceus* имеет вид: K > P > Mg > Na > Ca > Fe > Zn > Cu.

Таблица 2. Минеральный состав плодовых тел *H. erinaceus*

Минеральный состав	Содержание, мг/кг	Суточная норма для людей старше 18 лет, мг
Кальций	23	1000–1200
Магний	136	400
Фосфор	1115	800
Калий	6040	2500
Натрий	44	1300
Железо	10	10–18
Медь	2,1	1,0
Цинк	5,2	12

Белок – важный компонент сухого вещества грибов. Белковые соединения составляют более половины общего азота. *H. erinaceus* имеет более высокое пищевое значение по содержанию и качеству белка в сравнении с овощами, фруктами и ягодами (по сухому весу). Содержание сырого протеина в сырой массе гриба находили после определения общего азота методом Кьельдаля и умножения на коэффициент 4,38.

Установлено, что белок *H. erinaceus* содержит все экзогенные аминокислоты: лизин – 135,7; лейцин – 171,1; изолейцин – 50,8; треонин – 91,3; валин – 61,6; метионин – 12,0; фенилаланин – 56,3; тирозин – 37,3 мг/100 г сырого вещества (табл. 3). Содержание незаменимых аминокислот в белке *H. erinaceus* составляет 33,48 % от общей суммы аминокислот. Кроме незаменимых аминокислот в белке гриба выявлены также значительные количества глутаминовой кислоты – 404,9; аспарагиновой кислоты – 201,4; аланина – 195,9; серина – 138,5; глицина – 126,6 мг/100 г сырого вещества.

Лекарственные свойства *H. erinaceus* в Беларуси еще изучены недостаточно. Тем не менее, перспективность дальнейших исследований в этом направлении и целесообразность производства лекарственных препаратов и биодобавок из гериция гребенчатого очевидны.

Таблица 3. Аминокислотный состав плодовых тел *H. erinaceus*

Аминокислота	Содержание, мг/100 г	Аминокислота	Содержание, мг/100 г
Аспарагиновая кислота	201,4	Тирозин	37,3
Глутаминовая кислота	404,9	Валин	61,6
Серин	138,5	Метионин	12,0
Гистидин	47,5	Фенилаланин	56,3
Глицин	126,6	Изолейцин	50,8
Треонин	91,3	Лейцин	171,1
Аргинин	109,1	Лизин	135,7
Аланин	195,9	Незаменимые аминокислоты	616,1 (33,48 %)

Проведенные исследования химического состава *H. erinaceus* показали, что данный вид грибов является ценным продовольственным сырьем для получения низкокалорийных диетических продуктов, а также источником биологически активных полисахаридов.

Литература

- Бухало А. С. и др. Биологические особенности лекарственных макромицетов в культуре // Сб. науч. тр. в 2 т.; под ред. чл.-кор. НАН Украины С. П. Вассера. Киев: Альтерпрес, 2011. Т. 1. 212 с.
- Биоэлементный статус населения Беларуси: экологические, физиологические и патологические аспекты / под ред. Н. А. Гресь, А. В. Скального. Минск: Харвест, 2011. 352 с.
- Краснопольская Л. М. Грибы класса Basidiomycetes – источники лекарственных веществ // Современные проблемы микологии, альгологии и фитопатологии: сб. материалов. М: Издат. дом «Муравей», 1998. С. 230–232.
- Friedman M. Chemistry, Nutrition, and Health-Promoting Properties of *Hericium erinaceus* (Lion's Mane) Mushroom Fruiting Bodies and Mycelia and Their Bioactive Compounds // J. Agric. Food Chem. 2015. Vol. 63 (32). P. 7108–7123.

Jiang S. et al. Medicinal properties of *Hericium erinaceus* and its potential to formulate novel mushroom-based pharmaceuticals // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2014. Vol. 98 (18). P. 7661–7670.

Kim S. P. et al. *Hericium erinaceus* mushroom extracts protect infected mice against Salmonella Typhimurium-Induced liver damage and mortality by stimulation of innate immune cells // J. Agric. Food Chem. 2012. Vol. 60 (22). P. 5590–5596.

Kawagishi H. et al. Erinacines E, F, and G, stimulators of nerve growth factor (NGF)-synthesis, from the mycelia of *Hericium erinaceum* // Tetrahedron Letters. 1996. Vol. 37. № 41. P. 7399–7402.

Lee J. S., Hong E. K. *Hericium erinaceus* enhances doxorubicin induced apoptosis in human hepatocellular carcinoma cells // Cancer Lett. 2010. Vol. 297 (2). P. 144–154.

Li G. et al. Anticancer potential of *Hericium erinaceus* extracts against human gastrointestinal cancers // J. Ethnopharmacol. 2014. Vol. 153 (2). P. 521–530.

Mizuno T. et al. Antitumor-active polysaccharides isolated from the fruiting body of *Hericium erinaceum*, an edible and medicinal mushroom called yamabushitake or houtou // Biosci. Biotechnol. Biochem. 1992. Vol. 56 (2). P. 347–348.

Wang J. C. et al. Antitumor and immuneenhancing activities of polysaccharide from culture broth of *Hericium* spp. Kaohsiung // J. Med. Sci. 2001. Vol. 17 (9). P. 461–467.

МИКРОМИЦЕТЫ – ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ПОРОД В ТЕЛЛЕРМАНОВСКОМ ОПЫТНОМ ЛЕСНИЧЕСТВЕ

Колганихина Г. Б.

Институт лесоведения РАН, kolganikhina@rambler.ru

Теллермановское опытное лесничество Института лесоведения РАН (далее ТОЛ), расположенное на границе степи и лесостепи в восточной части Воронежской области, является важным объектом для изучения различных аспектов функционирования широколиственных лесов в засушливых районах. В условиях усиливающегося антропогенного влияния, изменяющегося климата и распространения инвазивных видов вредных организмов, важное значение, наряду с другими направлениями научной деятельности, здесь приобретают также и фитопатологические исследования. В настоящей работе представлены сведения о патогенных микромицетах, встречающихся в ТОЛ на широколиственных породах: дубе (*Quercus robur*), ясене (*Fraxinus excelsior*), липе (*Tilia cordata*), кленах остролистном (*Acer platanoides*) и полевым (*A. campestre*), ильме (*Ulmus glabra*) и вязе (*U. laevis*). Материалы получены в ходе изучения литературных данных и личных сборов автора в рамках фитопатологического мониторинга насаждений опытного лесничества, начатого в 2014 г.

Некоторые сведения о грибах-микромицетах, обитающих на древесных породах в ТОЛ, упоминаются в статье А. Т. Вакина (1954), основанной на результатах масштабного фитопатологического обследования насаждений ТОЛ в 1945 и 1946 гг. Позже они были дополнены Е. А. Шумановым (1954) при изучении болезней естественного возобновления дуба, Э. А. Огановой при исследовании процессов разрушения древесины в естественных условиях и раковых заболеваний ясеня (Оганова, 1954 и др.), М. А. Примаковской (1958), изучавшей некрозные болезни вяза, и Н. А. Черемисиновым (1967, 1970, 1971, 1975 и др.), который основное внимание уделял микроскопическим грибам, изучению их взаимоотношений с высшими растениями и между собой в растительных сообществах. В более поздний период знания о микромицетах были пополнены Н. Н. Селочник, занимавшейся, в частности, исследованием микобиоты листьев дуба, а также изучавшей офиостомовые грибы (*Ophiostomataceae*) на этой породе и видах *Ulmus* (Селочник, 2015 и др.).

Согласно литературным и собственным данным, на древесных породах в ТОЛ на данный момент известно более 147 видов микроскопических грибов. Патогенные микромицеты на широколиственных породах составляют примерно 28 % от общего числа выявленных видов и 62 % – только от числа патогенных. Они представлены в приведенном ниже списке, где по каждой породе сначала перечислены возбудители болезней листьев, затем возбудители болезней ветвей и стволов. Названия грибов приведены в соответствии с базой данных Index Fungorum (БД IF), дополнительно указаны синонимичные названия, упоминаемые в цитируемой литературе. Названия грибов, фигурирующих в БД IF, но неясные с точки зрения современной систематики, полужирным шрифтом не выделены. В круглых скобках после названия указаны авторы, которые наблюдали

данный вид в прежний период исследований. Виды, обнаруженные в ходе авторских сборов на территории ТОЛ впервые, отмечены*. Выявленные филлотрофные патогенные микромицеты (15 видов) являются возбудителями мучнистой росы и различных пятнистостей, лигнотрофные (28 видов) – вызывают сосудистые заболевания, некрозные, некрозно-раковые и раковые болезни.

Патогенные микромицеты на дубе. *Erysiphe alphitoides* (Griffon & Maubl.) U. Braun & S. Takam. [= *Microsphaera alphitoides* Griffon & Maubl.] (Вакин, 1954; Шуманов, 1954; Черемисинов, 1967, 1970 и др.; Селочник, 2015) – возбудитель мучнистой росы листьев и побегов, наиболее значимый для насаждений ТОЛ патогенный вид; встречается во всех типах дубняков на растениях разного возраста и происхождения, в отдельные годы мучнистая роса имеет очень сильное распространение, приобретая эпифитотический характер, и приводит к преждевременному усыханию и опадению листвы, предрасполагая развитие других заболеваний, способствующих дальнейшему ослаблению деревьев. *Amphiportha leiphaemia* (Fr.) Butin [= *Gloeosporium quercinum* Westend.] (Черемисинов, 1975; Селочник, 2015) – возбудитель бурой пятнистости листьев, встречается часто. *Ascochyta quercus* Sacc. & Speg. – возбудитель белой пятнистости листьев (Черемисинов, 1975). *Ceratocystis grandicarpa* Kowalski & Butin [= *Ophiostoma grandicarpum* (Kowalski & Butin) Rulamort (as 'grandicarpa')] (Селочник, 2015 и др.) – возбудитель сосудистого микоза, в России зарегистрирован недавно. *Pesotum piceae* J. L. Crane & Schokn. [= *Ophiostoma quercus* (Georgiev.) Nannf.] (Селочник, 2015 и др.) – возбудитель сосудистого микоза, обычный. В числе возбудителей опоясывающего некроза коры на стволиках молодых дубков вблизи шейки корня упоминаются следующие виды (Вакин, 1954; Шуманов, 1954): *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl. [= *Alternaria tenuis* Nees], *Fusarium anguioides* Sherb. [= *Fusarium anguioides* var. *caudatum* Sherb.], *Rectifusarium ventricosum* (Appel & Wollenw.) L. Lombard & Crous [= *Fusarium argillaceum* (Fr.) Sacc.], *Truncatella truncata* (Lév.) Steyaert [= *Pestalotia truncata* Lév.], *Colpoma quercinum* (Pers.) Wallr. [= *Clithris quercina* (Pers.) P. Karst.] (Вакин, 1954; Черемисинов, 1967 и др.; Селочник, 2015) – возбудитель колпомового (клитрисового) некроза ветвей, распространен повсеместно. *Eutypella quaternata* (Pers.) Rappaz [= *Libertella faginea* Desm.] (Вакин, 1954) – возбудитель некрозно-ракового заболевания ветвей и стволов. *Valsa intermedia* Nitschke [= *Cytospora intermedia* Sacc.] (Черемисинов, 1967; Селочник, 2015) – возбудитель вальсового (цитоспорового) некроза ветвей, распространен повсеместно. В список патогенных микромицетов на дубе также следует отнести и еще один вид, хотя в литературе по ТОЛ какие-либо указания на этот счет отсутствуют. Это *Coryneum umbonatum* Nees (Черемисинов, 1967) – возбудитель коринеумового некроза ветвей.

Патогенные микромицеты на ясене. **Phyllactinia fraxini* (DC.) Fuss. (Колганихина, Пантелев, 2016) – возбудитель мучнистой росы листьев, распространен в нагорной части леса, степень развития заболевания в течение последних лет была весьма незначительной, но к концу вегетационного периода в 2017 г. оно местами заметно проявлялось на молодом подростве ясеня. *Passalora fraxini* (DC.) Arx [= *Cercospora fraxini* (DC.) Sacc.] (Черемисинов, 1975) – возбудитель коричневой пятнистости листьев. **Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski) Baral, Queloz & (Колганихина, Пантелев, 2016) – на живых листьях, но также ветвях и стволах ясеня в нагорных и пойменных насаждениях, возбудитель гименосцифусового (халарового) некроза, инвазивный вид. В настоящий момент катастрофической ситуации на территории ТОЛ не наблюдается, однако с момента первого обнаружения болезнь стала проявляться более заметно. В большей степени заболевание распространено в молодых культурах дуба на порослевом ясене, который подлежит удалению во время рубок ухода и на ясеновой поросли вдоль просек. *Eutypa astroidea* (Fr.) Rappaz [= *Endoxylina astroidea* (Fr.) Romell] (Оганова, 1954) – возбудитель эндоксилинового рака стволов и ветвей. *Hysteroglyphium fraxini* (Pers.) De Not. (Оганова, 1954; Черемисинов, 1967 и др.) – возбудитель гистероглифиевого некроза ветвей. *Strickeria traticola* (Fuckel) G. (Оганова, 1954) – возбудитель некрозно-ракового заболевания стволов и ветвей. *Valsa cypri* (Tul.) Tul. & C. Tul. [= *Cytophoma pruinosa* (Fr.) Höhn., *Cytospora pruinosa* (Fr.) Sacc.] (Оганова, 1954) – возбудитель вальсового (цитофомового) некроза ветвей.

Патогенные микромицеты на липе. **Apiognomonia errabunda* (Roberge ex Desm.) Höhn. [= *Gloeosporium tiliae* Oudem.] – возбудитель кремовой пятнистости листьев; встречается местами, в 2016 г. наблюдалось поражение отдельных деревьев в сильной степени. **Paracercosporidium microsorum* (Sacc.) U. Braun, C. Nakash., Videira & Crous [= *Cercospora microsora* Sacc.] – возбудитель темно-бурой пятнистости листьев, встречается повсеместно, степень поражения слабая.

**Paraconiothyrium tiliae* (F. Rudolphi) Verkley & Gruyter [= *Asteroma tiliae* F. Rudolphi] – возбудитель фиолетовой пятнистости листьев, встречается местами в нагорной части массива, редко. *Septoria tiliae* Westend. (Черемисинов, 1975) – возбудитель коричневой пятнистости листьев. **Biscogniauxia cinereolilacina* (J. H. Mill.) Pouzar – возбудитель бискогниоксиевого некроза стволов и ветвей; встречается преимущественно на стволах ослабленных, усыхающих и сухостойных деревьев липы в нагорной и пойменной частях леса, встречается нередко.

Патогенные микромицеты на видах клена. *Sawadaea bicornis* (Wallr.) Homma [= *Uncinula aceris* (DC.) Sacc.] (Вакин, 1954; Черемисинов, 1967, 1970 и др.) – возбудитель мучнистой росы листьев; заболевание встречается на клене остролистном, которому оно заметно вредит в молодом возрасте (Вакин, 1954), на клене татарском, который сильнее поражается в пойме, и, по наблюдениям Н. А. Черемисинова (1967), также на клене полевом. Нами зафиксированы отдельные случаи развития заболевания на вторичных листьях подроста клена остролистного в нагорных насаждениях (степень поражения слабая). На листьях клена татарского в пойме болезнь встречается часто, местами растения поражены в сильной степени. *Rhytisma acerinum* (Pers.) Fr. (Вакин, 1954; Черемисинов, 1967, 1975) – возбудитель черной пятнистости листьев, заболевание распространено повсеместно, встречается часто, местами деревья поражены в сильной степени, поражаются клен остролистный и, по наблюдениям А. Т. Вакина (1954), клен полевой. *Phyllosticta aceris* Sacc. (Черемисинов, 1975) – возбудитель красно-бурой пятнистости листьев. *Mycocentrospora acerina* (R. Hartig) Deighton [= *Cercospora acerina* R. Hartig] (Черемисинов, 1975) – возбудитель коричневой пятнистости листьев.

Патогенные микромицеты на ильмовых породах. *Dothidella ulmi* (C.-J. Duval) G. Winter (Черемисинов, 1975) – возбудитель черной пятнистости листьев. Нами гриб отмечен на живых листьях *U. laevis* в пойменном насаждении, степень поражения слабая, единственная находка. *Mycosphaerella ulmi* Kleb. [= *Cylindrosporium ulmi* (Fr.) Vassiljevsky] (Черемисинов, 1967) – возбудитель бурой пятнистости листьев. *Ophiostoma ulmi* (Buisman) Nannf. [= *Ceratocystis ulmi* (Buisman) C. Moreau; *Graphium ulmi* M.B. Schwarz] (Вакин, 1954; Селочник, 2015) – возбудитель голландской болезни ильмовых пород, рассматривается как основная причина деградации вязовников в пойменной части массива и усыхания ильма в нагорной его части. Однако действительная роль голландской болезни в усыхании ильмовых пород в насаждениях ТОЛ до конца не ясна, как не ясен и состав ее возбудителей. Эти вопросы требуют проведения специальных исследований. *Winterella hypodermia* (Fr.) J. Reid & C. Booth [= *Cryptosporella hypodermia* (Fr.) Sacc. M. A. Примаковская (1958) цитирует как *Cryptosporella hypodermia* (Fr.) Fuckel, в качестве конидиальной стадии она рассматривает *Cryptosporium hypodermium* sp. nova (в БД IF не значится), который наблюдала при последовательном развитии обеих стадий на пораженных ветвях] – возбудитель некрозного заболевания ветвей. *Dothiorella ulmi* Verrall & C. May – возбудитель некрозно-ракового заболевания ветвей вязов в пойменных насаждениях. *Camarosporium cruciatum* (Fuckel) Sacc. – возбудитель некрозно-ракового заболевания ветвей и стволов главным образом молодых деревьев, наибольший вред гриб приносит ильмовым в пойменных насаждениях. *Diplodia melaena* Lév. – возбудитель некрозно-ракового заболевания ильмовых, наиболее вредоносен в пойменных насаждениях и на приречных террасах лесного массива. *Cytospora populina* (Pers.) Rabenh. [= *Cytospora ambiens* Sacc., *Valsa ambiens* (Pers.) Fr.] (Примаковская, 1958) – возбудитель цитоспорового некроза ветвей и стволов, поражает ильм и берест в нагорной части лесного массива. *Valsa nivea* (Hoffm.) Fr. [= *Cytospora nivea* (Hoffm.) Sacc.] (Примаковская, 1958) – возбудитель вальсового (цитоспорового) некроза ветвей и стволов, распространен в пойменных древостоях. *Coniothyrium insitivum* Sacc. (Примаковская, 1958) – возбудитель некрозно-ракового заболевания ветвей и стволов.

Далее приведены возбудители, отмеченные на нескольких породах. *Thyrostroma compactum* (Sacc.) Höhn. [= *Stegonsporium compactum* Sacc., в отечественной литературе как *Steganosporium compactum*] – возбудитель тиростромоза вяза и липы. В прежние времена этот гриб наблюдали М. А. Примаковская (1958) и Н. А. Черемисинов (1967) на ветвях и стволах ильмовых пород. Нами патоген зарегистрирован на усохших водяных побегах ильма в нагорной части леса, а также на усохших побегах живых вязов в пойменном насаждении. На липе *Th. compactum* выявлен лишь в последнее время, он отмечен на ветвях в кронах взрослых деревьев, на водяных побегах по стволу и на подросте, распространен повсеместно, степень поражения слабая, редко средняя. Тиростромоз,

хотя и встречается в разных частях лесного массива, в настоящее время существенного значения не имеет. *Nectria cinnabarina* (Tode) Fr. [= *Tubercularia vulgaris* Tode] – возбудитель нектриевого (туберкуляриевого) некроза ветвей, на усохших и усыхающих ветвях различных ильмовых пород в комплексе с другими лигнотрофными грибами (Оганова, 1958), также отмечен на липе и груше (*Pyrus communis*) (Черемисинов, 1967). *Daldinia concentrica* (Bolton) Ces. & De Not. – развивается преимущественно как сапротроф, но также отмечен на живых стволах ясеня и клена остролистного как раневой паразит. Ранее этот гриб наблюдали Э. А. Оганова (1954) на поврежденных стволах молодых ясеней, а также А. Т. Вакин (1954) на мертвой древесине дубе.

В заключение следует отметить, что приведенные выше сведения о патогенных микромицетах носят предварительный характер, и, поскольку исследования в ТОЛ продолжаются, они будут пополняться новыми данными о составе патогенов, их распространении и вредоносности в современный период. Представленные материалы можно рассматривать как часть информационной базы данных, формируемой в целях ведения фитопатологического мониторинга лесных биогеоценозов на территории Теллермановского опытного лесничества.

Литература

Вакин А. Т. Фитопатологическое состояние дубрав Теллермановского леса // Труды Ин-та леса АН СССР. Т. 16. М.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 5–109.

Колганихина Г. Б., Пантелеев С. В. Первое обнаружение опасного фитопатогенного гриба *Hymenoscyphus fraxineus* в Теллермановском лесу (южная лесостепь европейской части России) // Биология, систематика и экология грибов и лишайников в природных экосистемах: Матер. II Междунар. науч. конф., г. Минск – д. Каменюки, Беларусь, 20–23 сентября 2016 г. Минск: Колорград, 2016. С. 115–118.

Оганова Э. А. К биологии грибов, возбудителей раковых болезней ясеня // Сообщ. Ин-та леса АН СССР. Вып. 3. М.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 54–63.

Примаковская М. А. О некоторых грибах – возбудителях некрозов ильмовых пород // Сообщ. Ин-та леса АН СССР. Вып. 10. М.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 50–61.

Селочник Н. Н. Состояние дубрав Среднерусской лесостепи и их грибные сообщества / Отв. ред. М. Г. Романовский. М.: Ин-т лесоведения РАН, 2015. 216 с.

Черемисинов Н. А. Синузии микромицетов некоторых дубрав Теллермановского леса // Микология и фитопатология. Т. 1. Вып. 6. 1967. С. 479–487.

Черемисинов Н. А. Мучнисто-росяные грибы Теллермановского опытного лесничества // Взаимоотношения компонентов биогеоценоза в лиственных молодняках. М.: Наука, 1970. С. 182–199.

Черемисинов Н. А. Ржавчинные грибы Теллермановского леса // Микология и фитопатология. Т. 5. Вып. 2. 1971. С. 126–133.

Черемисинов Н. А. Грибы – активные разрушители лесного опада и подстилки // Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении. М.: Наука, 1975. С. 149–154.

Шуманов Е. А. К вопросу о болезнях и повреждениях молодого дуба в Борисоглебском лесном массиве // Труды Ин-та леса АН СССР. Т. 16. М.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 110–128.

ПОЧВЕННЫЕ МИКРОМИЦЕТЫ В СОСНОВОМ И БЕРЕЗОВОМ ЛЕСАХ НА ТЕРРИТОРИИ ЗАПОВЕДНИКА «ПАСВИК»

Корнейкова М. В.

Институт проблем промышленной экологии Севера, Кольский научный центр РАН,
korneykova.maria@inep.ksc.ru

Государственный природный заповедник «Пасвик» организован в 1992 г. на северо-западе Кольского полуострова на границе России и Норвегии с целью сохранения и изучения самых северных в Европе сосновых лесов, водно-болотных угодий, фауны водоплавающих птиц, а также ведения комплексного мониторинга северных экосистем. Заповедник расположен на границе северной тайги и лесотундры в пределах северотаежной подзоны. В 2009 г. в рамках международной кооперативной программы мониторинга лесов ICP-Forests, реализуемой заповедником совместно с институтами РАН, созданы две площадки постоянного наблюдения интенсивного мониторинга в лишайниково-бруснично-зеленомошном сосняке (в окрестностях пос. Янискоски) и в разнотравном березняке (в долине р. Паз, остров Варлама, южная часть заповедника) (Лукина и др., 2013;

Поликарпова и др., 2013). Одним из основных объектов мониторинга является почва, состояние которой можно оценивать, в том числе, по показателям функционирования микробных сообществ. Микроскопические грибы могут наиболее адекватно отражать своеобразие протекающих микробиологических процессов в почве, характеризуя деструкционный потенциал.

Цель работы – изучение комплексов микроскопических грибов в почвах под разными растительными микрогруппировками в сосновом и березовом лесах на территории заповедника «Пасвик».

Объекты и методы

Почвы изучаемой территории – Al-Fe-гумусовые подзолы (Albic Podzols). Отбор почвенных образцов проводили общепринятыми в почвенной микологии методами (Методы..., 1991) в 3-х кратной повторности из органогенного горизонта О в июне 2013 и 2015 гг. на территории заповедника «Пасвик». Места отбора образцов в сосняке: под лишайниками (*Cladonia* sp.), под кустарничками (*Vaccinium vitis-idaea* L., *Empetrum hermaphroditum* Hager.), под мхами (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Polytrichum* sp.), под багульником (*Ledum palustre* L.); во вторичном березняке: под хвощами (*Equisetum sylvaticum* L.), под бобовыми (*Vicia* sp.), под злаками (*Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv.).

Численность микромицетов определяли методом глубинного посева на среду Чапека с добавлением молочной кислоты из расчета 4 мл на 1 л среды для ингибирования роста бактерий. Биомассу микромицетов определяли прямым методом флуоресцентной микроскопии в свежих почвенных образцах (Olsen, Hovland, 1985).

Видовую идентификацию микромицетов осуществляли по морфологическим признакам. Видовые названия микроскопических грибов и их систематическое положение уточняли по пополняемым спискам видов в базах данных The MycoBank Fungal database (<http://www.mycobank.org>).

Для определения степени сходства видового состава комплексов микромицетов использовали коэффициент общности Сьеренсена-Чекановского, рассчитанный с помощью программного модуля «GRAPHS» (Новаковский, 2004). Статистическую обработку данных осуществляли с применением пакетов прикладных программ Statistica 6.0 и Microsoft Excel 2007. Достоверность вычисленных коэффициентов определяли на основе доверительных интервалов, не превышающих уровень 0,05.

Результаты

Численность микроскопических грибов в сосняке достоверно отличалась от таковой в березняке и изменялась от 46 до 216 тыс. КОЕ/г в разные годы исследования (рис. 1). Численность микромицетов в березняке варьировала от 44 до 70 тыс. КОЕ/г, что в 2,0–2,5 раза меньше, чем в почве соснового леса. Более высокая численность микромицетов в сосновом лесу может быть связана с тем, что здесь почва содержит более трудноразлагаемые растительные остатки и имеет кислую реакцию (Аристовская, 1980; Евдокимова, Мозгова, 2001).

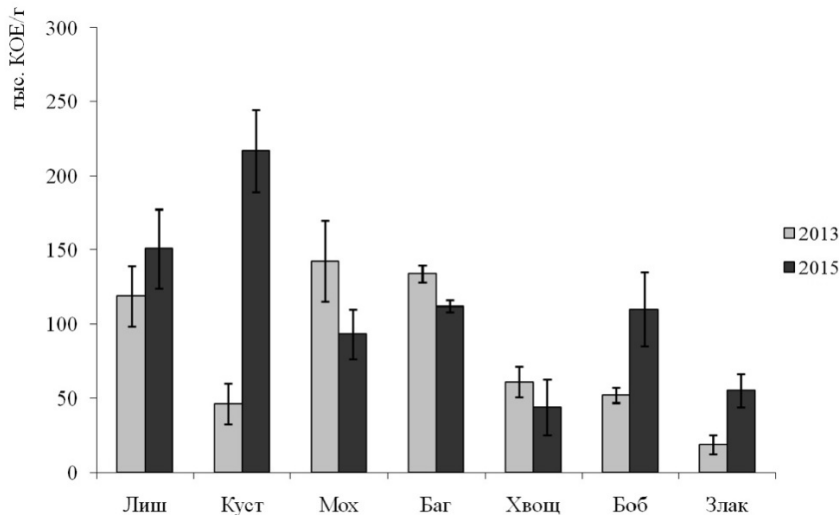


Рис. 1. Численность микроскопических грибов в сосновом и березовом лесах на площадках ICP-Forest, тыс. КОЕ/г:

Лиш – под лишайниками, Куст – под кустарничками, Мох – под мхами, Баг – под багульником, Хвощ – под хвощами, Боб – под бобовыми, Злак – под злаками

По результатам дисперсионного анализа выявлено статистически значимое влияние типа леса и pH почвы на численность грибов, в то время как четкой связи количества микромицетов с влажностью и температурой среды не обнаружено.

Биомасса микроскопических грибов в сосновом и березовом лесу под разными растительными микрогруппировками достоверно не отличалась. В сосняке она изменялась от 1,2 до 2,1 мг/г почвы, в березняке – от 1,6 до 5,4 мг/г за два года исследований, за исключением биомассы микромицетов в почве березового леса под злаками в 2015 году, где ее значения достигали 5,4 мг/г почвы.

В почве соснового леса за два года исследований нами было выделено 12 видов микроскопических грибов, относящихся к 6 семействам, 5 порядкам, 3 классам, 2 отделам и группа грибов со стерильным мицелием; в почве березового леса – 18 видов из 9 семейств, 7 порядков, 5 классов, 2 отделов и грибы со стерильным мицелием (табл.).

Видовой состав комплексов микроскопических грибов в сосновом и березовом лесах на площадках ICP-Forest

Вид	Сосняк				Березняк		
	Лиш*	Куст	Мох	Баг	Хвощ	Боб	Злак
Отдел <i>Zygomycota</i> Класс <i>Incertae sedis</i> Порядок <i>Umbelopsidales</i> Семейство <i>Umbelopsidaceae</i>							
<i>Umbelopsis isabellina</i> (Oudem.) W. Gams		+			+	+	+
<i>Umbelopsis longicollis</i> (Dixon-Stew.) Y. N. Wang, X. Y. Liu et R. Y. Zheng			+	+			+
Порядок <i>Mucorales</i> Семейство <i>Mucoraceae</i>							
<i>Mucor</i> sp.	+	+	+		+	+	+
Порядок <i>Mortierellales</i> Семейство <i>Mortierellaceae</i>							
<i>Mortierella</i> sp. <i>M. alpina</i> Peyronel	+	+	+		+	+	+
Отдел <i>Ascomycota</i> Класс <i>Eurotiomycetes</i> Порядок <i>Eurotiales</i> Семейство <i>Trichocomaceae</i>							
<i>Aspergillus ustus</i> (Bainier) Thom et Church					+	+	+
<i>Penicillium glabrum</i> (Wehmer) Westling	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. multicolor</i> Grig.-Man. et Porad.		+			+		
<i>P. raistrickii</i> G. Sm.	+	+					
<i>P. spinulosum</i> Thom	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. thomii</i> Maire			+		+		+
Класс <i>Sordariomycetes</i> Порядок <i>Hypocreales</i> Семейство <i>Hypocreaceae</i>							
<i>Clonostachys rosea</i> (Link) Schroers, Samuels, Seifert et W. Gams	+				+		
<i>Trichoderma koningii</i> Oudem.					+	+	+
<i>T. viride</i> Pers.	+	+	+	+	+	+	+
Семейство <i>Nectriaceae</i>							
<i>Cosmospora butyri</i> (J. F. H. Beyma) Grafenhan, Seifert et Schroers	+			+	+	+	
Семейство <i>Incertae sedis</i>							
<i>Phialophora asteris</i> (Dowson) Burge & I. Isaac					+		
Класс <i>Leotiomycetes</i> Порядок <i>Erysiphales</i> Семейство <i>Erysiphaceae</i>							
<i>Acremonium egyptiacum</i> (J. F. H. Beyma) W. Gams					+	+	
Класс <i>Dothideomycetes</i> Порядок <i>Pleosporales</i> Семейство <i>Torulaceae</i>							
<i>Torula lucifuga</i> Oudem.						+	
<i>T. expansa</i> (Kunze) Pers.						+	
<i>Sterilia mycelia</i> dark	+		+			+	+

* – обозначения как на рис. 1.

Разнообразие микромицетов в почве березового леса в годы исследований было богаче (pp. *Acremonium*, *Aspergillus*, *Cosmospora*, *Clonostachys*, *Mortierella*, *Mucor*, *Penicillium*, *Phialophora*, *Torula*, *Trichoderma* и *Umbelopsis*), чем в почве под сосняком (pp. *Clonostachys*, *Cosmospora*, *Mortierella*, *Mucor*, *Penicillium*, *Trichoderma* и *Umbelopsis*). На долю грибов рода *Penicillium*, который является доминирующим в почвах Кольского полуострова и других северных регионов приходилось в сосновом лесу 42 % от общего количества выделенных видов, в березовом лесу – всего 22 %. Многофакторный дисперсионный анализ показал влияние типа леса на количество выделенных видов микроскопических грибов. Виды *Penicillium glabrum*, *P. spinulosum*, *Trichoderma viride* встречались под всеми растительными микрогруппировками, как в сосновом, так и в березовом лесу. Вид *P. raistrickii* встречался только в почве соснового леса в период исследования, а виды *Acremonium egyptiacum*, *Aspergillus ustus*, *Phialophora asteris*, *Mortierella alpina*, *Torula expansa*, *T. lucifuga*, *Trichoderma koningii* – только в почве березового леса.

Дендрограммы сходства видового состава комплексов микроскопических грибов под разными микрогруппировками показывают выделение 2 групп, в одну из них входят сообщества микромицетов березового леса с коэффициентом сходства более 50 %, во вторую группу входят сообщества соснового леса. В 2013 г. это разделение более четкое, в 2015 г. исключением явилось сообщество микромицетов под злаками (рис. 2).

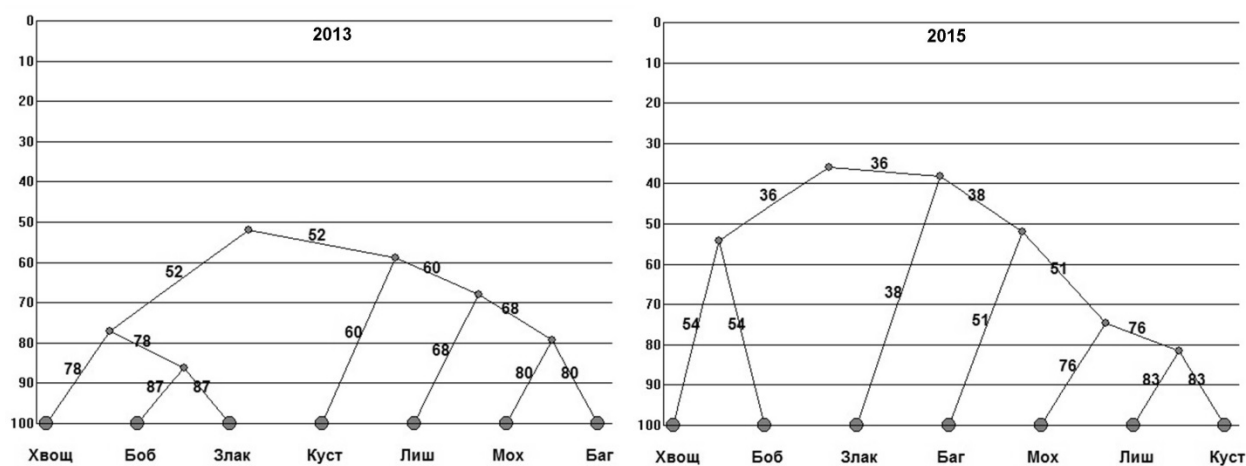


Рис. 2. Дендрограмма сходства видового состава микромицетов в сосновом и березовом лесах на площадках ICP-Forest.

По оси абсцисс: типы растительных микрогруппировок; по оси ординат – процент сходства видового состава по коэффициенту Сьеренсена-Чекановского. Обозначения как на рис. 1

В сосновом лесу под разными растительными микрогруппировками по обилию в оба года исследований доминировали *Penicillium spinulosum* и *P. glabrum*. В березняке виды-доминанты в большей степени зависели от типа напочвенного покрова, чем в сосновом лесу. В составе доминантов здесь появились представители пор. *Mucorales*. В 2013 г. под хвощами доминировали *Umbelopsis isabellina*, *P. glabrum*; под бобовыми – *Mucor sp.* и *P. spinulosum*; под злаками – *Aspergillus ustus*, *Trichoderma viride*. В 2015 г. в почве березового леса абсолютным доминантом под всеми растительными микрогруппировками был гриб *Mortierella alpina*.

По пространственной частоте встречаемости в сосняке под всеми микрогруппировками доминировал *Penicillium spinulosum*, под лишайниками и мхами в группу доминантов входил также *Trichoderma viride*, под кустарничками и мхами – *P. glabrum*. В березняке по частоте встречаемости доминировали под бобовыми – *Umbelopsis isabellina*, под злаками – *Mortierella alpina*, под хвощами – *Trichoderma koningii*.

Выводы

1. Численность микроскопических грибов в сосняке под разными растительными микрогруппировками была достоверно выше в годы исследований по сравнению с березняком, биомасса – достоверно не отличалась и изменялась от 1,2 до 5,4 мг/г почвы.

2. В обоих типах леса в почве доминировали представители рода *Penicillium*: в сосняке они составляли 42 % от общего количества выделенных видов, в березняке – 22 %. Как по обилию, так и по частоте встречаемости в сосновом лесу под всеми растительными микрогруппировками доминировал *Penicillium spinulosum*, а также *P. glabrum*, *Trichoderma viride*. В березняке в разные годы исследования доминировали представители порядка *Mucorales*: *Umbelopsis isabellina*, *Mucor* sp., *Mortierella alpina*, а также виды *P. glabrum*, *Aspergillus ustus*, *T. viride*, *T. koningii*.

3. Видовое разнообразие комплексов микромицетов в почве березняка было значительно богаче, чем в почве соснового леса, при этом под каждым типом леса формируются специфические микоценозы со степенью сходства более 50 %.

Литература

- Аристовская Т. В. Микробиология процессов почвообразования. Л.: Наука, 1980. 187 с.
- Евдокимова Г. А., Мозгова Н. П. Микроорганизмы тундровых и лесных подзолов Кольского Севера. Апатиты: изд. КНЦ РАН, 2001. 184 с.
- Лукина Н. В., Орлова М. А., Горнов А. В., Крышень А. М., Кузнецов П. В., Князева С. В., Смирнов В. Э., Бахмет О. Н., Эйшлина С. П., Ершов В. В., Зукерт Н. В., Исаева Л. Г. Оценка критериев устойчивого управления лесами с использованием индикаторов международной программы ICP Forests // Лесоведение. 2013. № 5. С. 62–75.
- Методы почвенной микробиологии и биохимии: Учеб. пособие / Под ред. Звягинцева Д. Г. М.: Изд-во МГУ, 1991. 304 с.
- Новаковский А. Б. Возможности и принципы работы программного модуля «GRAPHS» // Сер. Автоматизация научных исследований. Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар, 2004. Вып. 27. 31 с.
- Поликарпова Н. В., Зацаринный И. В., Исаева Л. Г., Лукина Н. В., Хлебосолова О. А. Состояние наземных экосистем на северо-западе Кольского полуострова, включая территорию заповедника «Пасвик» // Цветные металлы. 2013. № 10. С. 95–101
- Olsen R. A., Hovland J. Fungal flora and activity in Norway spruce needle litter // Report. Department of Microbiology, Agricultural University of Norway. 1985. 41 p.
<http://www.mycobank.org>

БИОТА КСИЛОТРОФНЫХ ГРИБОВ ЯСЕННИКОВ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ (НА ПРИМЕРЕ ВОЛГО-АХТУБИНСКОЙ ПОЙМЫ)

Курагина Н. С.

Волгоградский государственный университет, pirenko87@mail.ru

Волго-Ахтубинская пойма – уникальный естественный участок между реками Волгой и Ахтубой, окруженный со всех сторон степями. Естественные лесные формации представлены дубняками, осокорниками, ивняками, из которых наибольшую площадь занимают дубняки (около 55 % от всей лесопокрытой площади) и осокорники (Сагалаев, 2006а; б). Но в настоящее время все большее распространение на территории поймы приобретает древесный интродуцент *Fraxinus lanceolata*. Площадь ясенников составляет 2987 га (или 12 % лесопокрытой площади) (Государственный учет..., 2014, 2015). Ясень быстро распространяется из-за благоприятных для него условий и вытесняет «местные» виды древесных растений. Ясеновые леса, как правило, представлены примесью *Fraxinus lanceolata* и *Acer tataricum*, *Elaeagnus angustifolia*, *Morus alba*, *Populus* sp., *Quercus robur*, *Robinia pseudoacacia*, *Salix* ssp., *Ulmus laevis* (Сагалаев, 2013; Курагина, 2014, 2015).

Здесь было найдено 42 вида афиллофороидных ксилотрофных грибов из 32 родов, 16 семейств и 8 порядков. Из них 11 видов являются специфичными, которые зафиксированы только на *Fraxinus lanceolata*. Это, например, такие виды как *Basidioradulum crustosum* (Pers.) Zmitr., Malysheva et Spirin, *Ceraceomyces serpens* (Tode) Ginns и т.д.

На валежной и сухостойной древесине найдено 37 видов, из них *Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst., *Fomes fomentarius* (L.) Fr. и *Oxyporus corticola* (Fr.) Ryvarden также были зафиксированы и на живых ослабленных деревьях. Всего на живых стволах отмечено 4 вида: факультативных паразитов – 3 вида (перечислены выше) и факультативных сапротрофов – *Phellinus igniarius* (L.) Quél. На обгоревшей древесине насчитано 5 видов грибов: *Coniophora arida* (Fr.) P. Karst., *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat., *Phlebia tremellosa* (Schröd.) Nakasone et Burds., *Sarcodontia spumea* (Sowerby) Spirin, *Trametes ljabarskyi* Pilát (также найден на валежной древесине).

На основном лесообразующем дереве (*Fraxinus lanceolata*) выявлено 29 видов, на *Salix alba* – 5 видов (*Antrodiella serpula* (P. Karst.) Spirin et Niemelä, *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill, *Oxyporus corticola* (Fr.) Ryvarden, *Schizophyllum amplum* (Lév.) Nakasone, *Trametes trogii* Berk.), на *Populus nigra* – 6 видов (*Coniophora puteana* (Schumach.) P. Karst., *Fomes fomentarius*, *Phellinus igniarius*, *Radulomyces confluens* (Fr.) M. P. Christ., *Radulomyces molaris* (Chaillat ex Fr.) M. P. Christ., *Schizophyllum commune* Fr.), на *Populus alba* – 3 вида (*Hapalopilus nidulans* (Fr.) P. Karst., *Porostereum spadiceum* (Pers.) Hjortstam et Ryvarden, *Schizophyllum amplum*), на *Pinus sylvestris* – *Antrodia xantha* (Fr.) Ryvarden, на валеже неопределенного листовенного дерева – *Phlebia tremellosa*, *Sarcodontia spumea*, *Stereum subtomentosum* Pouzar. Таким образом, можно констатировать, что упомянутый выше североамериканский интродуцент успешно интегрировался в экосистему Волго-Ахтубинской поймы – значительное число ксилотрофов, обитающих на *Fraxinus lanceolata* – тому подтверждение.

Экологический анализ микобиоты ясенников северной части Волго-Ахтубинской поймы по влажности показал, что большая часть видов представлена мезофилами (25 видов, или 61 % от общего числа видов). На втором месте оказались ксерофилы (13 видов, или 32 %), а гигрофилов – всего 3 вида (7 %). Достаточно большое количество ксерофилов, вероятно, объясняется тем, что ясенники характеризуются типично ксерофильными свойствами.

Литература

- Государственный учет лесного фонда ГКУ ВО «Лещевское лесничество» на 01.01.2014 г. 2 с.
Государственный учет лесного фонда ГКУ ВО «Среднеахтубинское лесничество» на 01.01.2015 г. 2 с.
Курагина Н. С. Оценка состояния древесных насаждений природного парка «Волго-Ахтубинская пойма» на основе анализа ксилотрофной микобиоты / Н. С. Курагина // Вестник ВолГУ. Серия 3: Экономика. Экология. Волгоград: Изд-во ВолГУ, 2014. С. 111–116.
Курагина Н. С. Видовой состав афиллофороидных грибов древесных интродуцентов северной части Волго-Ахтубинской поймы // Тезисы докладов III (XI) Международной Ботанической Конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге 4–9 октября 2015 года. СПб.: БИН РАН, 2015. С. 35.
Сагалаев В. А. Конспект флоры северной части Волго-Ахтубинской поймы // Волго-Ахтубинская пойма – природный дар человечеству. Иллюстрированный научно-популярный очерк по охране природы. Волгоград: Издатель, 2006а. С. 443–464.
Сагалаев В. А. Флора поймы // Волго-Ахтубинская пойма – природный дар человечеству. Иллюстрированный научно-популярный очерк по охране природы. Волгоград: Издатель, 2006б. С. 227–246.
Сагалаев В. А. К инвентаризации инвазивных видов флоры Волгоградской области // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. 2013. № 32. С. 102–105.

МИКРОБНОЕ СООБЩЕСТВО ПРИ РАЗЛОЖЕНИИ ВАЛЕЖА ЕЛИ И ЕГО АКТИВНОСТЬ В ВЫДЕЛЕНИИ ДВУОКИСИ УГЛЕРОДА, АЗОТФИКСАЦИИ И ДЕНИТРИФИКАЦИИ

Кураков А. В.¹, Евдокимов И. В.², Максимович С. В.¹, Костина Н. В.¹

¹Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

²Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН

Введение. Древесный пул является вторым по объемам, после почв, наземным резервуаром длительного депонирования связанного углерода, азота и других биогенных элементов (Кудеяров и др., 2007). Мобилизация этих элементов происходит при окислительной конверсии древесных остатков сложным сообществом грибов, бактерий, насекомых и других организмов при доминирующей роли дереворазрушающих базидиальных макромицетов (Stokland et al., 2013). При разложении древесных остатков образуются соединения минерального питания растений, обеспечиваются накопление и поддержание пула органических веществ в лесных почвах, а также формируется один из основных потоков углерода в атмосферу.

Вместе с тем, по сравнению с другими основными источниками поступления диоксида углерода в атмосферу, значение процесса разложения крупных древесных остатков (КДО) – наименее изучено. Это обусловлено, в частности, тем, что из-за очень медленного разложения лигноцеллюлозы как хвойных, так и листовенных пород, определение скоростей их деструкции в полевых

условиях представляет сложную задачу. Эмиссию CO_2 при разложении КДО обычно оценивают косвенным методом – на основе оценки потери массы КДО в хронорядях от стадии разложения I до стадии V (Harmon et al., 2000; Кудеяров и др., 2007; Стороженко, Шорохова, 2012). Эти данные очень важны, но они не дают представления о том, как скорость эмиссии CO_2 сопряжена с процессами цикла азота, среди которых важнейшими для поддержания азотного статуса являются азотфиксация и денитрификация. Наряду с запасами азота в самих КДО (валеже), они будут во многом определять азотный баланс в разлагающихся КДО. В недавно проведенных исследованиях поступления азота за счет мицелия трутовых грибов из внешних сред (почв) в разлагающуюся древесину не обнаружено (Мухин и др., 2014).

Актуальность изучения особенностей разложения КДО возрастает в последние годы в связи с необходимостью расчетов баланса углерода и азота в лесных экосистемах при возрастающей рекреационной нагрузке, поступлении различных поллютантов, включая соединения азота и серы с атмосферными осадками, и глобальном потеплении климата.

В данной работе исследование разложения КДО проводили на основе отбора в полевых условиях образцов КДО для всех стадий разложения и лабораторных инкубационных экспериментов, в которых определяли численность бактерий и грибов, активность выделения CO_2 , азотфиксации и денитрификации. Целью исследования было оценить активность и характер изменения этих процессов и численности колониеобразующих единиц бактерий и грибов на разных стадиях разложения валежа ели.

Материалы и методы. Образцы КДО ели обыкновенной, представляющих все пять стадий разложения, были отобраны в зрелом ельнике неморальном кисличном на мониторинговых площадках Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (ЦЛГПБЗ, Тверская обл.). Стадии разложения валежа ели определяли в полевых условиях согласно шкале, предложенной Стороженко (Стороженко, 1990; Стороженко, Шорохова, 2012). Образцы почвы и дебриса отбирали в сентябре 2014 г. и в июле 2013 г. Эти образцы хранились при 4 °C вплоть до начала инкубационных экспериментов. Навески дебриса и дерново-подзолистей почвы (гор. А1) массой 1 г и 5 г, соответственно, помещали в 120 мл герметичные стеклянные флаконы с резиновыми пробками перед началом пред-инкубации. Прежде, чем начать определения, образцы подвергали предварительной пред-инкубации в течение 3 сут при 22 °C и 60 % ППВ с целью активации микробного сообщества. Собственно инкубацию проводили при тех же величинах температуры и влажности, что и пред-инкубацию. В лабораторных экспериментах были определены 1) базальное дыхание микроорганизмов, 2) субстрат-индуцированное дыхание (СИД), характеризующее общую микробную биомассу, 3) метаболический коэффициент – отношение базального дыхания к СИД; 4) актуальную азотфиксацию; 5) потенциальную азотфиксацию после внесения дополнительного источника углерода (раствора глюкозы), 6) актуальную денитрификацию, 7) численность колониеобразующих бактерий (КОЕ) в 1 воздушно-сухих образцов на глюкозо-пептонной среде, 8) численность КОЕ/г грибов на средах Чапека и сусло-агаре, 8) численность КОЕ азотфиксирующих бактерий на среде Эшби, 9) численность КОЕ целлюлозолитических бактерий и грибов на среде Гетчинсона с нистатином и стрептомицин сульфатом, соответственно (Звягинцев, 1989). Углерод и азот в разлагающемся валеже и почве определяли методом сухого сжигания на СНН анализаторе Leco (США). Определения активности процессов проводили в 3–5 повторностях, посевы в 5 повторностях, каждую на 3 чашки Петри соответствующего разведения. Каждая повторность для почвы или дебриса представляла собой смешанный образец, приготовленный из 5 малых образцов; расстояния между точками отбора малых образцов были не менее 1 м. Для сравнения средних значений по вариантам опыта использовали тест Тьюки на уровне значимости 0,95.

Результаты и обсуждение. Максимум базального дыхания организмов-деструкторов елового валежа был выявлен на стадии III, в то время как максимальный индекс СИД микробной биомассы – на стадии IV, что свидетельствует об увеличении эффективности использования углерода сообществами деструкторов при переходе от стадии разложения III к IV. Метаболический коэффициент, как и базальное дыхание микроорганизмов, был максимальным (0,7–0,8) на стадии разложения III. На стадиях IV и V он стремился к таковому в почве (0,1–0,15), то есть сообщества деструкторов КДО по этому показателю приближались к почвенному микробному сообществу. Однако, органическое вещество елового валежа и на поздних стадиях разложения обладает меньшей устойчивостью, чем органическое вещество почвы. Сравнительный анализ дыхательной активности почвенного микробного сообщества в верхнем гумусовом горизонте AEL дерново-подзолистей

почвы ельника и деструкторов елового валежа свидетельствует о превышении почти в 2 раза эмиссии CO_2 на стадии V его разложения по сравнению с таковой из почвы. Численность КОЕ гетеротрофных бактерий возрастала от 276 тысяч до 962 тысяч КОЕ/г от стадии разложения I к стадии V, но была все еще в 1,5 раза ниже, чем численность этих бактерий в почве. Количество грибов, выявленных на среде Чапека, также росло от стадии I к стадии V, и оно было близким к таковому в почве в образцах стадий III – V. В тоже время, численность КОЕ мицелиальных грибов, обнаруживаемых в валеже при использовании сусло-агара, была большей на первых трех стадиях разложения, превышая таковую в почве. Полученные данные свидетельствуют об активном ассоциированном развитии сахаролитических грибов-аскомицетов в ассоциации с дереворазрушающими базидиомицетами. Падение численности сахаролитических грибов по мере разложения валежа демонстрирует снижение численности КОЕ дрожжевых грибов от стадий I – II к V и приближении плотности их популяций к таковой в почве. Численность КОЕ целлюлозолитических грибов, напротив, была наибольшей на стадиях разложения IV и V, что указывает на наличие в валеже доступных субстратов для этих микроорганизмов.

Химический анализ образцов КДО показал существенное снижение отношение C:N от стадии I к стадии III (от 400 до 80) и далее к стадии V. Это позволяло предположить, и на это указывали балансовые подсчеты, что, скорее всего, смена сообщества организмов-деструкторов сопровождалась появлением значительного количества азотфиксирующих бактерий. Действительно, это согласуется с максимальной численностью азотфиксирующих бактерий в образцах елового валежа стадий разложения II и III. Величины активности азотфиксации также были выше не на стадии I, как можно было ожидать по соотношению C:N, а лишь на стадии II (32 и 91 $\text{нг C}_2\text{H}_4$ для актуальной и потенциальной активности азотфиксации, соответственно). Величина активности денитрификации возрастала в ряду стадий разложения от I по V, достигая к стадии V величин, типичных для обычного почвенного микробного сообщества (5,2 – 5,6 $\text{мкг N}_2\text{O/г/сут}$).

Таким образом, эмиссия CO_2 при разложении ели обыкновенной наиболее активно протекает из валежа стадии разложения III. В отличие от эмиссии CO_2 , максимальная активность азотфиксации наблюдается на более ранней стадии II, а наибольшая биомасса микроорганизмов установлена на стадии разложения IV. На стадии V сообщество деструкторов КДО приобретает в значительной мере черты почвенного микробного сообщества, и эмиссия CO_2 существенно снижается. Тем не менее, даже на последней стадии разложения органическое вещество КДО отличается меньшей устойчивостью, чем собственно органическое вещество подзолистой почвы.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 17-04-01933).

Литература

- Звягинцев Д. Г. (ред.) 1991. Методы почвенной микробиологии и биохимии. М.: Изд-во МГУ, 303 с.
- Кудеяров В. Н., Заварзин Г. А., Благодатский С. А., Борисов А. В., Воронин П. Ю., Демкин В. А., Демкина Т. С., Евдокимов И. В., Замолодчиков Д. Г., Карелин Д. В., Комаров А. С., Курганова И. Н., Ларионова А. А., Лопес де Гереню В. О., Уткин А. И., Чертов О. Г. Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России // М.: Наука, 2007. 315 с.
- Стороженко В. Г. Датировка разложения валежа ели // Экология. 1990. № 6. С. 66–69.
- Стороженко И. Г., Шорохова Е. В. Биогеоценотические и ксилотитические параметры устойчивых таежных ельников // Грибные сообщества лесных экосистем / Ред. В. И. Крутов, В. Г. Стороженко. Том 3. М.; Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2012. С. 22–40.
- Мухин В. А., Воронин П. Ю., Веливецкая Т. А., Игнатъев А. В. Соотношение стабильных изотопов азота в древесных субстратах и дереворазрушающих грибах в лесных экосистемах Западной Сибири // Экология. 2014. № 6. С. 469–476.
- Harmon M. E., Krankina O. N., Sexton J. Decomposition vectors: a new approach to estimating woody detritus decomposition dynamics // Canadian Journal of Forest Research, 2000. V. 30. P. 76–84.
- Harmon M. E., Franklin J. F., Swanson F. J., Sollins P., Gregory S. V., Lattin J. D., Anderson N. H., Cline S. P., Aumen N. G., Sedell J. R., Liencamper G. W., Cromack K. Jr., Cummins K. W. Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystems // Advances in Ecological Researches. 1986. V. 15. P. 133–202.
- Næsset E. Decomposition rate constants of Picea abies logs in southeastern Norway // Canadian Journal of Forest Research. 1999. Vol. 29. P. 372–381.
- Stokland J. N., Siitonen J., Jonsson B. G., Woodall C. W. Biodiversity in Dead Wood. Cambridge University Press, 2013.

РОСТ ЭПИЛИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ, КАК ОСНОВА МЕТОДА ЛИХЕНОМЕТРИЧЕСКОГО ДАТИРОВАНИЯ

Курбатов А. А., Сони́на А. В.

Петрозаводский государственный университет, arkadiy1416@gmail.com, angella_sonina@mail.ru

Метод лихенометрического датирования в последнее время все чаще используется для определения возраста каменных археологических объектов и представляет альтернативу другим методам датирования благодаря технической простоте и низкой стоимости, а в некоторых ситуациях является единственным методом для определения возраста объекта. Однако существуют методические проблемы, связанные с точностью и воспроизводимостью датировок, а также с подбором лишайников-индикаторов, так как видовой состав лишайников на объектах датирования часто различается, и невозможно ограничиться только одним видом, например, широко признанным *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC. (Сони́на и др., 2017). Для видов лишайников, пригодных для лихенометрии, должны соблюдаться определенные требования, в частности большая продолжительность жизни, связанная в свою очередь с особенностью роста.

Цель настоящего исследования – изучение особенностей роста эпилитного лишайника *Lecanora muralis* (Schreb.) Rabenh. (леканора настенная), широко распространенного на территории Карелии, для обоснования возможности использования его в лихенометрии. *Lecanora muralis* является облигатным эпилитом, характеризуется плагиотропным типом роста, имеет радиальные талломы, которые относятся к классу никапных диморфных: центральная часть представлена чешуйчатым морфотипом, а краевая часть – лопастным (Голубкова, Бязров, 1989).

Исследование проводилось на территории Государственного природного заповедника «Кивач» (Кондопожский район, Республика Карелия) в условиях среднетаежной подзоны. Изучение роста вида выполнено на мониторинговой площадке радиусом 1,5 м, заложенной в 2007 году на прибрежном выходе диабазовых скал реки Суны в условиях супралиторали, участок не подвергается прямому воздействию со стороны реки. Всего закартировано 18 талломов леканоры настенной размером от 1,30 см² до 15,72 см² и измерен их прирост в 2008, 2011 и 2017 гг. Представленная работа основана на данных годовичного прироста за период 2007–2008 гг. В качестве индекса возраста таллома использован показатель площадь таллома. Измерения площади производились в программах Ruler (П. Литинский, 1997) и cSquare 1.0 (С. Наволотский, 1995–2007).

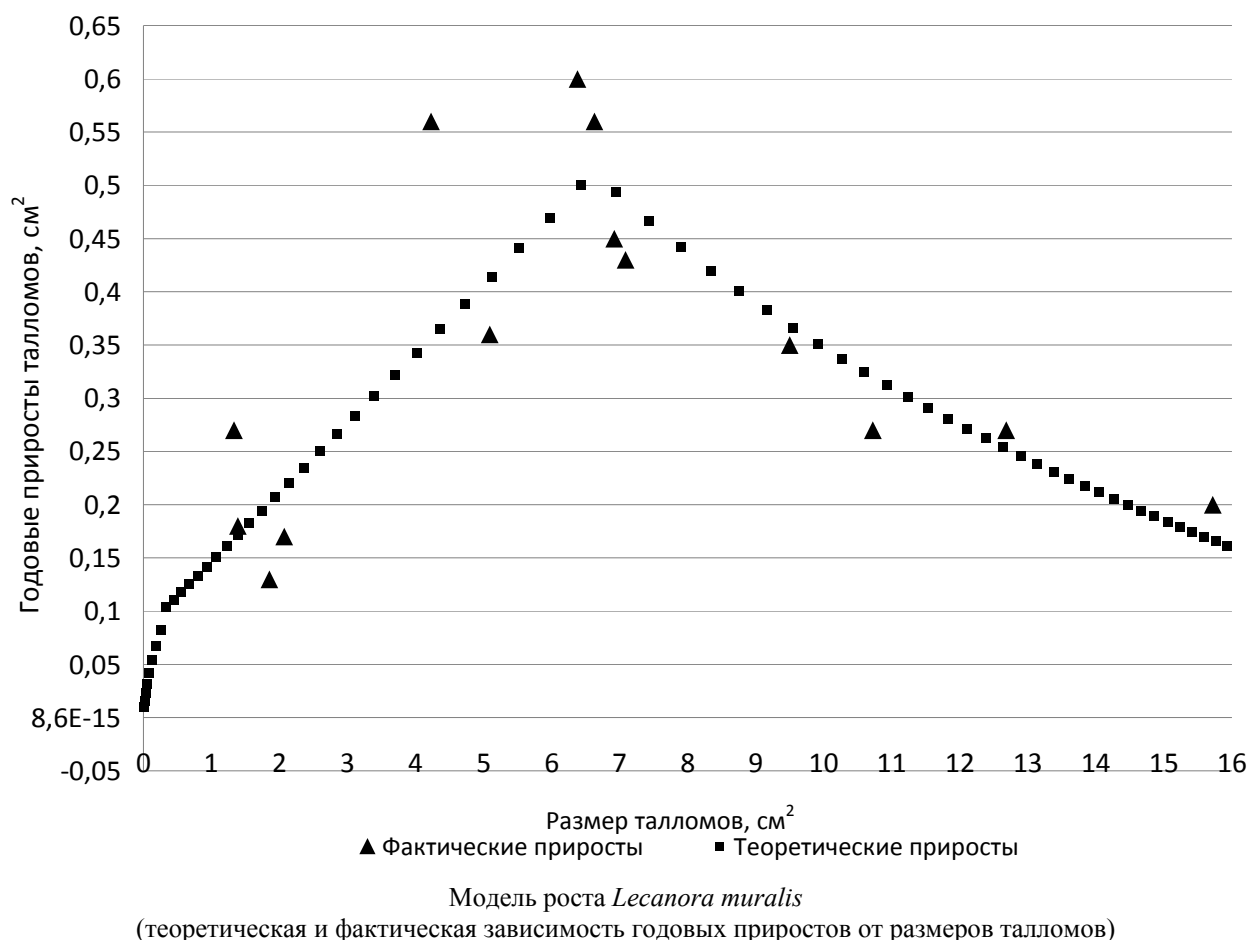
Для описания зависимости годовых приростов талломов от их размеров и создания модели роста *Lecanora muralis* применен регрессионный анализ в среде Excel (Ивантер, Коросов, 2003).

В интервале размеров талломов 1–7 см² выявлена линейная фаза роста, в ней наблюдается увеличение годовых приростов с 0,17 до 0,60 см². Зависимость годовых приростов от размеров талломов в этой фазе описывается линейной функцией – $y = 0,065x + 0,0815$ ($R^2 = 0,69$). Учитывая данную модель роста, можно рассчитать время необходимое для достижения талломами *Lecanora muralis* размеров с 1 см² до 7 см², оно составляет 21 год. У талломов размером более 7 см² наступает постлинейная фаза роста, в которой происходит снижение годовых приростов, минимальный зафиксированный прирост в этой фазе составляет 0,2 см² при размере таллома 15,72 см². Зависимость годовых приростов от размеров талломов в этой фазе нелинейная, и лучше всего описывается логарифмической функцией – $y = -0,4\ln(x) + 1,2686$ ($R^2 = 0,88$). Используя данное уравнение, расчетное время необходимое для достижения талломом площади с 7 см² до 16 см² составляет 33 года. Исходя из вышесказанного, период роста талломов *Lecanora muralis* от 1 см² до близких к 16 см², по нашим расчетам, составляет 54 года.

Выполненные расчеты на основании измерения размеров талломов вида *Lecanora muralis* и их приростов относились только к визуально различимым сформированным талломам, достигшим в среднем размеров 1 см². В силу этого без внимания остались ювенильные, совсем мелкие талломы. По данным Р. А. Армстронга (Armstrong, 1974) годовые приросты эпилитных лишайников микроскопических размеров изменяются в логарифмической прогрессии (долинейная фаза роста). На основании наблюдений за ростом талломов вида *Lecanora muralis* мы предполагаем, что этот период продолжается до достижения талломами значений годовых приростов 0,10 см², так как период роста с более высокими значениями годовых приростов хорошо описывается линейной

функцией, представленной ранее. Учитывая, что заселение скальной поверхности эпилитными лишайниками происходит за 10–15 лет (Галанин, Глушкова, 2003), то этот период, по нашему мнению, включает время необходимое для развития талломов от микроскопических до видимых невооруженным глазом размеров.

Так как в настоящий момент недостаточно данных для выявления особенностей роста микроскопических талломов этого вида леканоры (до значений годовых приростов в $0,10 \text{ см}^2$), нами предложены 3 модели начального роста *Lecanora muralis* (линейная – $0,2727x+0,0073$, логарифмическая – $0,0255\ln(x)+0,1275$ и степенная – $0,2023x^{0,653}$). Условный первоначальный размер, с которого начинается рост, задан нами как $0,01 \text{ см}^2$ (стадия начала формирования таллома). Рост талломов от микроскопических размеров до достижения годовых приростов $0,10 \text{ см}^2$, по логарифмической модели, занимает 6 лет, по степенной – 8 лет, по линейной – 10 лет. Предположим, что в среднем этот период длится 8 лет, и в этом возрасте происходит условный переход от фазы начального (нелинейного) роста к линейной фазе. Причем годовой прирост в $0,10 \text{ см}^2$ для степенной и логарифмической модели достигается при размере $0,34 \text{ см}^2$, а для линейной модели – $0,38 \text{ см}^2$. Расчетные модельные данные позволяют высказать прогноз о том, что в данных условиях переход к годовым приростам $0,10 \text{ см}^2$ и более происходит при размерах талломов около $0,40 \text{ см}^2$.



Учитывая выявленные фазы роста у *Lecanora muralis*, общая модель роста выглядит следующим образом (рис.). Первая фаза роста начинается с расчетного размера таллома $0,01 \text{ см}^2$, годовой прирост при этом также составляет $0,01 \text{ см}^2$. В возрасте семи лет размер таллома составляет $0,25 \text{ см}^2$ с годовым приростом $0,08 \text{ см}^2$. С возраста восьми лет начинается вторая фаза роста: размер таллома $0,34 \text{ см}^2$ и годовой прирост $0,10 \text{ см}^2$, она длится 25 лет, достигнув расчетного возраста 33 года, размера $6,43 \text{ см}^2$ и годового прироста $0,50 \text{ см}^2$. С возраста 34 года начинается третья фаза роста (логарифмическое снижение годовых приростов), при размере таллома

6,93 см² и годовом приросте 0,49 см², предполагается, что она длится около 30-ти лет. Если учитывать максимальный размер таллома в выборке, который составляет 15,72 см², то, исходя из модели, это будет соответствовать возрасту 65 лет для модельного размера 15,75 см² с приростом 0,17 см². Ожидается, что рост у талломов может полностью останавливаться по достижению ежегодных приростов менее 0,20 см². В модели годовой прирост снижается до 0,20 см² в год на 58 году жизни при размере 14,46 см².

В результате проведенных исследований описаны вторая (линейная) и третья (постлинейная) фазы роста. В связи со сложностью учета талломов в инициальной стадии роста, необходимо уточнение динамики роста для размеров талломов вида менее 1 см² в конкретных условиях, а также получение данных о времени необходимом для заселения субстрата.

На основании выполненного исследования о росте *Lecanora muralis* данный вид может быть использован в лихенометрическом датировании каменных поверхностей ограниченно, что связано с его непродолжительной жизнью. С учетом времени, которое может понадобиться данному виду для заселения на субстрате и времени, которое особи могут жить после прекращения роста и начала разрушения таллома, на наш взгляд, возраст датироваемых каменных поверхностей с помощью вида *Lecanora muralis* не должен превышать 100 лет.

Литература

- Галанин А. А., Глушкова О. Ю. Лихенометрия // Вестник РФФИ. 2003. № 3. С. 3–38.
Голубкова Н. С., Бязров Л. Г. Жизненные формы лишайников и лихеносинузии // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 6. С. 794–805.
Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск, ПетрГУ. 2003. 304 с.
Armstrong R. A. Growth phases in the life of a lichen thallus // New Phytologist. 1974. № 73. P. 913–918.
Сони́на А. В., Шахнович М. М., Чекалева К. А., Курбатов А. А. Опыт лихенометрического датирования исторических сооружений из камня на территории Республики Карелия // Современная микология в России М.: Национальная академия микологии, 2017. С. 350–352.

О ПОРАЖЕННОСТИ ТРУТОВЫМИ ГРИБАМИ В СОСНЯКАХ ПОСЛЕ РУБОК УХОДА

Левковская М. В.¹, Сарнацкий В. В.²

¹ Брестский государственный университет им. А. С. Пушкина, lemarivik@mail.ru

² Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси, sarnatskiy1@tut.by

В настоящее время рубки ухода проводятся на больших площадях с использованием различных технологий и возможностей механизации лесозаготовительных работ, при которых важным является соблюдение экологических и лесоводственных требований (Игутов, 1994; Кистерная, Федулов, 1997).

С целью изучения фитопатологического состояния древостоев и особенностей распространения дереворазрушающих грибов после рубок ухода (прореживаний, проходных рубок) с использованием лесозаготовительной техники в сосняках Барановичского и Ивацевичского лесхозов Брестского ГПЛХО в 2012 году заложено 8 пробных площадей (ПП) площадью 0,25 га. Объекты исследований – чистые и смешанные сосновые насаждения различных типов леса, в которых были проведены механизированные рубки ухода различной давности, и не тронутые ими. ПП 8 является контролем по отношению к ПП 5, при их закладке соблюдался принцип единственного различия (отсутствие рубки). Продолжительность послерубочного периода составляет 2–8 лет. Рубки ухода осуществляли по узкопосечным технологиям.

Для оценки санитарного состояния сосняков на каждой пробной площади был проведен сплошной пересчет деревьев с установлением у них категории состояния визуально в соответствии со шкалой (Санитарные правила в лесах Республики Беларусь, 2016). Расчет индексов состояния древостоев производили по формулам (Алексеев, 1990) для общей оценки с лесопатологической точки зрения. Индекс состояния (ИС) оценивался по шестибальной шкале: I – здоровые деревья, без признаков ослабления (ИС = 1,0–1,5); II – ослабленные (ИС = 1,6–2,5); III – сильно ослабленные (ИС = 2,6–3,5); IV – усыхающие (ИС = 3,6–4,5); V – сухостой текущего года (свежий); VI – сухостой прошлых лет (старый) (ИС выше 4,6).

Изучение видового состава ксилотрофных макромицетов выполнено маршрутно-детальным способом. На пробных площадях учитывали плодовые тела (карпофоры) на различных субстратах (опаде, сухостое, пнях, живых деревьях). Определение видов грибов осуществляли по морфологическим признакам.

При проведении рубок ухода остающиеся в насаждении деревья получают те или иные повреждения, которые могут в дальнейшем оказать влияние на санитарное состояние и устойчивость древостоев. На пробных площадях был произведен учет поврежденных лесозаготовительной техникой деревьев (ошмыг ствола, обдир коры и порезы ствола, ветвей), распределение деревьев по категориям состояния на основе подсчета количества деревьев с расчетом процентных соотношений (таблица). Процент поврежденных деревьев сосны колеблется 1,8 (ПП 3) до 7 % (ПП 6), что отвечает существующим требованиям по сохранению древостоя. Поэтому, учитывая неизбежный отпад поврежденных деревьев, необходимо минимизировать их количество. Небольшие поранения (до 0,5 см) заливаются смолой и зарастают в первый год без образования гнили (Гринченко, 1984). Выявленные повреждения могут стать источником стволовых гнилей, т.к. заражение дерева древесиноразрушающими или ксилотрофными грибами происходит через открытые участки древесины: обломанные или обрезанные ветви, раны, сухобочины, механические повреждения, растрескивания коры вызванные термическими повреждениями и т.д. Развивающаяся в стволе гниль снижает механическую устойчивость дерева.

В таблице приведен список обнаруженных видов дереворазрушающих грибов с указанием их встречаемости на пробных площадях (Шабашова, 2016).

Поражаемость дереворазрушающими грибами

№П П	Год рубки	Количество поврежденных деревьев, %	Возбудители гнилевых болезней	Поражение деревьев гнилями, %	Средняя категория состояния
1	2004	5,34	Трутовик березовый <i>Piptoporus betulinus</i> (Bull.) P. Karst.	0,8	1,27
2	2004	3	Траметес разноцветный <i>Trametes versicolor</i> (L.) Lloyd	0,4	1,5
3	2005	1,96	Ложный трутовик <i>Phellinus igniarius</i> (L.) Quel.	0,7	1,5
4	2005	1,96	Трутовик березовый <i>Piptoporus betulinus</i> (Bull.) P. Karst.	0,18	1,57
5	2007	1,91	Стереум жестковолосистый <i>Stereum hirsutum</i> (Willd.) Pers.	0,5	1,46
6	2009	2,34	Траметес жестковолосистый <i>Trametes hirsuta</i> (Wulfen) Lloyd	0,6	1,37
7	2010	7,04	Трутовик настоящий <i>Fomes fomentarius</i> (L.) Fr. Ложный осиновый трутовик <i>Phellinus tremulae</i> (Bondartsev) Bondartsev & P. N. Borisov	0,6	1,36
8	Контроль	без ухода	Дедалеопсис бугристый <i>Daedaleopsis confragosa</i> (Bolton) J. Schröt Стереум морщинистый <i>Stereum rugosum</i> Pers. Трутовик скошенный (чага) <i>Inonotus obliquus</i> f. <i>sterilis</i> (Ach. ex Pers.) Pilát	1,6	2,1

Проведенными обследованиями сосняков, как показывают данные таблицы, основными видами заболеваний в насаждениях были выявлены стволовые гнили, вызванные *Piptoporus betulinus* (Bull.) Karst., представителями р. *Phellinus*, р. *Trametes*, р. *Stereum*. Количество деревьев с плодовыми телами этих трутовиков не превысило 1 % в насаждениях, охваченными рубками и 1,6 % на контрольном участке без ухода.

Из данных таблицы следует, что показатели средней категории состояния деревьев в сосняках мшистых, пройденных рубками ухода существенно не различаются между собой (1,27–1,57). Средневзвешенная категория состояния деревьев на большинстве вариантов опыта не превышает 1,5. По лесопатологическому состоянию исследуемые сосновые насаждения на всех пробных площадях

в существующей классификации относятся к категории насаждений с ненарушенной биологической устойчивостью, с преобладанием деревьев без признаков ослабления. На контроле отмечено повышение этого показателя (2,2), за счет большего количества сильно ослабленных и отмирающих деревьев, древостой имеет признаки ослабления. Несвоевременное проведение указанных лесохозяйственных мероприятий способствует распространению фитопатологических заболеваний деревьев, что приводит к общему ослаблению всего насаждения (ПП 8), индексы состояния которых, превышают 1,5.

Литература

- Алексеев В. А. Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. М.: Наука, 1990. 200 с.
- Гринченко В. В. Повреждение деревьев при рубках ухода // Лесное хозяйство. 1984. № 12. С. 23–25.
- Игутов В. Е. Механизация рубок промежуточного пользования: Обзорн. информ. М.: ВНИИЦлесресурс, 1994. 40 с.
- Кистерная З. Н., Федулов В. С. Влияние многооперационных машин и скандинавской технологии на лесные насаждения // Лесное хозяйство. 1997. № 2. С. 23–25.
- Об утверждении Санитарных правил в лесах Республики Беларусь: Постановление Министерства лесного хозяйства Респ. Беларусь от 19 дек. 2016 года № 79. Минск, 2016.
- Шабашова Т. Г. и др. Атлас-определитель ксилотрофных грибов, кустистых и листоватых лишайников Национального парка «Беловежская пуща» / ГНУ «Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купевича НАН Беларуси», ГПУ «НП «Беловежская пуща». Брест: Альтернатива, 2016. 248 с.

БИОСЕНСОРНАЯ ИНФОРМАТИВНОСТЬ МИКРОМИЦЕТОВ РИЗОСФЕРЫ, КАК ПЕРСПЕКТИВНЫЙ ИНСТРУМЕНТ ОЦЕНКИ КАТЕГОРИИ СОСТОЯНИЯ ДЕРЕВЬЕВ В МОЛОДЫХ САДОВО-ПАРКОВЫХ КОМПЛЕКСАХ

Ларина Г. Е.^{1,2}, Бондарева Е. В.¹, Серая Л. Г.¹

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии

² ВО Государственный университет по землеустройству, gala.larina@mail.ru

Введение. Устойчивость и жизнеспособность искусственных биоценозов, какими являются древесные насаждения в молодых садово-парковых комплексах, определяются не только качеством посадочного материала, но и уровнем почвенного плодородия. Высокая микробиологическая активность почв, при условии контролируемого фитопатогенного фона – гарантия доступности элементов питания для растений и их здорового состояния. Однако при проведении фитосанитарного мониторинга состояния древесных растений редко задаются вопросом представленности фитопатогенных микроорганизмов.

В связи с этим, в решении задач экологического мониторинга, представляет интерес биосенсорный метод анализа для контроля биологической активности, почвоутомления или микробного токсикоза почвы на основе селективных реакций микробных биосенсоров. Имеются отечественные разработки, в которых на лабораторных моделях показаны уникальные возможности актиномицетов – *Streptomyces chromogenus* Isono et al. (Перов и др., 2008), бактерий – *Gluconobacter oxydans* Henneberg (Reshetilov et al., 2015), *Azospirillum* Tarrand et al. и *Niveispirillum* Lin et al. (Никитина и др., 2014), метилотрофных дрожжей, например, *Hansenula polymorpha* Morgais et M.H. Maia (Shleev, et. al., 2006) как точных биосенсоров для определения различных органических соединений. Мы считаем, что развитие направления микробных биосенсоров перспективно для оперативного фитосанитарного мониторинга садово-парковых комплексов, в том числе, оценки уровня биологической активности почвы, биохимического состава в корневой и надземной части деревьев, начала формирования токсикозов почвы. Информация о сложных взаимодействиях микробного биоразнообразия в корневой зоне и внутри ризосферы древесных растений, их влияние на устойчивость и сохранность искусственных биоценозов скудна и противоречива. Микробно-растительные отношения начинаются с семени и не прекращаются по мере роста растения. Реакция микроорганизмов на изменения окружающей среды отличается высокой чувствительностью, специфика корневых выделений определяет набор микроорганизмов в корневой зоне растений. Например, встречаются полезные для растений бактерии из родов *Bacillus* Cohn, *Pseudomonas* Migula

и другие, обладающие фунгицидными или фунгистическими свойствами против фитопатогенных грибов, ослабляющих иммунитет растения и вызывающих болезни. В искусственных биоценозах риски возникновения и распространения заболеваний высоки, поэтому так важна диагностика фитосанитарного состояния насаждений и почвы на ранних стадиях «накопления» фитопатогенов. Это позволяет своевременно принять соответствующие меры и увеличить сохранность растений в молодых садово-парковых комплексах.

Целью нашего исследования было изучение фитосанитарного состояния древесных насаждений по представленности фитопатогенных микромицетов в корневой зоне растений.

Методы и объекты исследования. В работе использовали комплексный методический подход:

- рекогносцировочные обследования (описание и фотофиксация состояния древесных растений, экологии места произрастания);
- микологический и бактериальный анализ почвенных и растительных образцов;
- систематизация и математический анализ массива данных.

По данным обследований садово-парковых комплексов на территории Московской области (Одинцовский район) был составлен краткий список древесных растений и в качестве маркерного объекта исследуемых территорий выбрали липу европейскую (*Tilia europaea* L.), л. крупнолистную (*T. platyphyllos* Scop.) и л. мелколистную (*T. cordata* Mill.) в возрасте до 15 лет. Растения липы, высаженные на обследуемой территории садово-парковых комплексов, были выращены из посадочного материала отечественного (33 % от всей выборки) и зарубежного (57 % от всей выборки) происхождения. В качестве контрольного варианта оценивали деревья в лесных массивах (10 % от выборки), расположенных вне садово-парковых комплексов.

На основании «Шкалы оценки категорий состояния деревьев» визуально оценили каждое дерево (общее количество 59 растений): категория 1 – без признаков ослабления, категория 2 – ослабленные, категория 3 – сильно ослабленные, категория 4 – усыхающие (Постановление Правительства РФ № 607).

Отбор образцов почвы был проведен в конце вегетационного сезона. Средний образец почвы составляли из пяти индивидуальных проб, отобранных из корневой зоны каждого растения (по периметру на расстоянии 30 см от ствола и на глубину 0–20 см). Пробоподготовку почвы и микробиологические исследования (грибы, бактерии) проводили стандартными методами, принятыми в почвоведении и микробиологии (Звягинцев, 1991). Видовую принадлежность выделенных изолятов устанавливали на основании культурально-морфологических признаков по современным определителям для соответствующих таксономических групп. Биоразнообразие почвенных комплексов микроорганизмов оценивали по частоте встречаемости (ЧВ, выраженная в % как доля повторностей, в которых выделены представители данного вида, от общего количества повторностей в образце) и индексу Шеннона (http://www.ievbras.ru/ecostat/Kiril/Article/A20/Div_bak.htm). Терминология приведена в соответствии с Index Fungorum (<http://www.indexfungorum.org>).

Полученные результаты анализировали в программе *MS Excel, Statistica* (StatSoft Inc., 1984–2004). При проверке статистических гипотез применяли 5 %-й уровень значимости или критерий Стьюдента $P \leq 0,05$.

Исследования проведены с использованием приборно-аналитической базы Центра коллективного пользования научным оборудованием ФГБНУ ВНИИФ и отдела патологии декоративных и садовых культур.

Результаты и обсуждение. По результатам оценки категории состояния исследуемых деревьев, в молодых садово-парковых комплексах, растения липы распределились следующим образом (в % от выборки с учетом происхождения из отечественных /зарубежных питомников): категория состояния (1) – 56 / 67, (2) – 11 / 25, (3) – 22 / 8, (4) – 11 / 0. Данные визуальной диагностики характеризуют различия в качестве и реакции посадочного материала с учетом его происхождения. Так, деревья липы из зарубежных питомников были представлены 1-й и 2-й категорией состояния на 89 %, 3-й – 8 %, усыхающих экземпляров (категория 4) не было. Растения из отечественных питомников на 2/3 (67 %) были представлены 1-й и 2-й категорией состояния, 22 % соответствовали 3-й категории состояния и 11 % – 4-й категории.

В микробно-растительном сообществе разных видов липы были выделены следующие микроорганизмы – *Acremonium rutilum* W. Gams. [= *Acremonium roseum* (Oudem.) W. Gams.], *Alternaria* sp., *Aspergillus* sp., *Aureobasidium pullulans* (de Bary et Löwenthal) G. Arnaud, *Botryotrichum*

piluliferum J. Daniels, *Chrysosporium merdarium* (Ehrenb.) J. W. Carmich., *Clonostachys rosea* (Link) Schroers, Samuels, Seifert & W. Gams [= *Gliocladium roseum* Bainier], *Coniothyrium* sp., *Cunninghamella echinulate* (Thaxt.) Thaxt. ex Blakeslee, *Cylindrocladiella parva* (P. J. Anderson) Boesew. [= *Cylindrocladium parvum* P. J. Anderson], *Dipodascus geotrichum* (E. E. Butler et L. J. Petersen) Arx [= *Geotrichum candidum* Link], *Gliocladium* sp., *Micelia sterilia*, *Mucor* sp., *Papulaspora* sp., *Paraconiothyrium fuckelii* (Sacc.) Verkley et Gruyter [= *Coniothyrium fuckelii* Sacc.], *Penicillium* sp., *Trichoderma* sp., в том числе присутствие грибов с фитопатогенными свойствами из родов *Fusarium* Link., *Verticillium* Ness., *Pythium* Pringsheim, а также *Rhizoctonia solani* J. G. Kühn, *Phoma herbarum* Westend.; патогенные штаммы бактерий – *Pseudomonas syringae* van Hall, *Pseudomonas viridiflava* (Burkholder 1930) Dowson, *Pseudomonas fluorescens* Migula, *Pseudomonas* ssp., *Pantoea agglomerans* (Ewing and Fife 1972) Gavini et al.

Фитопатологический анализ показал наличие патогенных микромицетов в образцах почвы из корневой зоны липы, которые мы сгруппировали с учетом величины ЧВ: от 3 % до 10 % – *Verticillium albo-atrum* Reinke et Berthold, *Fusarium culmorum* (Wm.G. Sm.) Sacc., *F. moniliforme* J. Sheld.; от 7 % до 17 % – *F. incarnatum* (Desm.) Sacc. [= *F. semitectum* Berk. et Ravenel], *F. oxysporum* Schltdl.; от 70 % до 100 % – *F. solani* (Mart.) Sacc. Этот подход позволяет наглядно показать особенности структуры комплекса микроорганизмов в ризосфере обследуемых растений, а также выделить среди них доминантов (*F. incarnatum*, *F. solani*), присутствие которых связано с высокими рисками ослабления защитных функций корневой системы и нарушений в сохранности декоративных растений, которые позже визуальным образом проявляются как признаки повреждения (поражения, угнетения) деревьев в молодых садово-парковых комплексах.

По уровню биоразнообразия почвенных микромицетов лидируют липы европейская и крупнолистная (индекс Шеннона равен 2,2–2,5), в отличие от липы мелколистной (индекс Шеннона < 1,5). В ризосфере всех видов липы присутствовали *Cunninghamella echinulata*, *F. solani*, *Mucor* sp., *Trichoderma viride* Pers. Выявлены различия в биоразнообразии возбудителей заболеваний липы европейской и крупнолистной. Так, в образцах почвы из ризосферы липы европейской из семи видов фитопатогенных грибов рода *Fusarium* идентифицировано шесть, в отличие от крупнолистной липы – только четыре (*F. incarnatum*, *F. oxysporum*, *F. sambucinum* Fuckel, *F. solani*). В наших исследованиях зафиксированы изменения в структуре и составе микробного комплекса в зависимости от видовых особенностей растений, что согласуется с данными других авторов (Количественные методы экологии и гидробиологии, 2005; Сенашова и др., 2012). Методом дисперсионного анализа оценили вклад разных факторов в способность формировать микробно-растительные ассоциации. В условиях садово-парковых комплексов для растений липы 88 % связано с видовыми особенностями растений (*Tilia europaea* L., *T. platyphyllos* Scop., *T. cordata* Mill.), прочие условия составляют 12 %.

Большой интерес представляет вопрос о возможностях использования реакции почвенных микроорганизмов, ассоциированных с растением, в качестве элементов биосенсорного метода анализа при оценке фитосанитарного состояния, как почвы, так и декоративных насаждений. На примере липы крупнолистной отмечены взаимосвязи в изменении численности сапротрофных и фитопатогенных почвенных микроорганизмов с учетом оценки категории (1–4) состояния деревьев и в сравнение с контролем – *F. incarnatum* (ЧВ = 10 %), *F. solani* (ЧВ = 80 %), *Mucor* sp. (ЧВ = 80 %). Так, для первой категории состояния идентифицированы *F. incarnatum* (ЧВ = 17 %), *F. solani* (ЧВ = 70 %), *Mucor* sp. (ЧВ = 100 %), второй категории состояния – *F. incarnatum* (ЧВ = 10 %), *F. solani* (ЧВ = 97 %), *Mucor* sp. (ЧВ = 93 %), третьей категории состояния – *F. incarnatum* (ЧВ = 7 %), *F. solani* (ЧВ = 100 %), *Mucor* sp. (ЧВ = 63 %), четвертой категории состояния – *F. incarnatum* (ЧВ = 3 %), *F. solani* (ЧВ = 70 %), *Mucor* sp. (ЧВ = 100 %).

Выводы. В составе микробных ценозов в корневой зоне древесных растений молодых садово-парковых комплексов Московского региона отмечено повышенное содержание грибов с фитопатогенными свойствами из родов *Fusarium*, *Verticillium*, *Pythium*, а также *Rhizoctonia solani*, *Phoma herbarum* и бактерий – *Pseudomonas syringae*, *Pseudomonas viridiflava*, *Pseudomonas fluorescens*, *Pseudomonas* ssp., *Pantoea agglomerans*. Полученные результаты фитопатологического анализа отражают закономерные количественные изменения по численности выбранных нами индикаторных почвенных микроорганизмов, соотнесенные с данными визуальной диагностики для 1-й, 2-й и 3-й категории состояния деревьев. Увеличение представленности фитопатогенных

микробиоты необходимо рассматривать как элемент биосенсорного метода анализа, который сигнализирует о начале формирования микробных токсикозов почвы, приводящих к болезням растений. Для варианта 4-й категории состояния зависимость нарушается, что, как мы предполагаем, может быть объяснено качественным переходом древесного растения в часто необратимую критическую категорию состояния – «усыхающие». Выявленные нами факты требуют дальнейшего полного и более детального изучения.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (грант 18-29-05038).

Литература

- Звягинцев Д. Г. Методы почвенной микробиологии и биохимии. М.: Изд-во МГУ. 1991. 304 с.
- Количественные методы экологии и гидробиологии / Отв. ред. чл.-корр. РАН Г. С. Розенберг. Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. 404 с.
- Никитина В. Е., Ветчинкина Е. П., Пономарева Е. Г., Гоголева Ю. В. Фенолоксидазная активность бактерии рода *Azospirillum* // Микробиология. 2010, 3:344-351.
- Перов С. Н., Калач А. В., Мецзякова О. Л. О микробных биосенсорах для экспресс-определения БПК сточных вод мясокомбинатов // Сорбционные и хроматографические процессы. 2008. Т. 8. Вып. 6. С. 1008–1012.
- Постановление Правительства РФ от 20 мая 2017 г. № 607 «О Правилах санитарной безопасности в лесах». URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_217315/92d969e26a4326c5d02fa79b8f9cf4994ee5633b/ (дата обращения 01.04.2018)
- Сенашова В. А., Громоных Т. И., Сорокин Н. Д. Эпифитная микрофлора здоровой и пораженной хвои древесных пород Средней Сибири // Лесоведение. 2012. № 4. С. 24–30.
- Reshetilov A. N., Kitova A. E., Kolesov V. V., Yaropolov A. I. Mediator-free bioelectrocatalytic oxidation of ethanol on an electrode from thermally expanded graphite modified by *Gluconobacter oxydans* membrane fractions // Electroanalysis. 2015. V. 27 (6). P. 1443–1448.
- Shleev G. P., Shumakovich O. V., Nikitina et. all. Purification and Characterization of Alcohol Oxidase from a Genetically Constructed Over-producing Strain of the Methylophilic Yeast *Hansenula polymorpha* // Biochemistry. 2006. V. 71. P. 245–250.

ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ СИБИРСКИХ ШТАММОВ *BEAUVERIA BASSIANA* (BALS.-CRIV.) VUILL ДЛЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО КОНТРОЛЯ ЧИСЛЕННОСТИ СИБИРСКОГО ШЕЛКОПРЯДА И УССУРИЙСКОГО ПОЛИГРАФА

Литовка Ю. А.^{1,2}, Павлов И. Н.¹, Голубев Д. В.^{1,3}, Астапенко С. А.³, Хромогин П. В.²

¹ Институт леса им. В. Н. Сукачева ФИЦ КНЦ СО РАН, litovkajul@rambler.ru

² Сибирский государственный университет науки и технологий им. М. Ф. Решетнева

³ Филиал ФБУ «Рослесозащита» «ЦЗЛ Красноярского края»

Вспышки массового размножения *Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv. являются одним из наиболее значимых факторов, определяющих размещение, продуктивность, сукцессии хвойных лесов Сибири, и ведущих к их массовому усыханию. Кормовой базой сибирского шелкопряда являются представители семейства *Pinaceae*, прежде всего, *Larix*, а также различные виды *Pinus* и *Abies*. Территория, на которой возник новый очаг вредителя, входит в Енисейский район периодических вспышек массового размножения *D. sibiricus* (Кондаков, 2002; Гниненко, 2003; Юдина и др., 2016), но при этом является самой северной из ранее известных в Сибири. Очередной подъем численности вредителя начался в 2011–2012 гг. спустя 14 лет после предыдущей вспышки; к 2017 году площадь повреждения темнохвойных лесов составила более 1,4 млн га. Выход популяции вредителя из депрессивного состояния обусловлен засушливостью климата, потеплением и удлинением вегетационного периода. Исключительной особенностью текущей вспышки является низкая пораженность гусениц болезнями и паразитами.

Уссурийский полиграф – это эндемичный вид дальневосточной энтомофауны. В настоящее время на фоне глобального изменения климата возрастает его роль в массовой гибели пихтовых лесов Сибири, подверженных интенсивному воздействию корневых патогенов (*Armillaria mellea* s.l., *Heterobasidion annosum* s.l., *Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat.) и других возбудителей болезней (в первую очередь, *Neonectria fuckeliana* (C. Booth) Castl. & Rossman) (Павлов, 2015; Павлов, Литовка, 2017). В естественном ареале кормовыми растениями уссурийского полиграфа являются

дальневосточные виды пихты (*Abies nephrolepis*, *A. holophylla*, *A. sachalinensis*), реже ель (*Picea ajanensis*), лиственница, сосны. В районах инвазии основной кормовой породой является *Abies sibirica* (Баранчиков и др., 2012; Баранчиков, Петько, 2013; Кривец и др., 2015).

С нашей точки зрения, наилучшим природным агентом удержания популяции насекомых-вредителей в зоне депрессии численности являются высоковирулентные энтомопатогенные микроорганизмы. Применение аборигенных видов, доминирующих в конкретном регионе, может существенно увеличить эффективность применения биопрепаратов на их основе в определенных почвенно-климатических условиях. Биоинсектициды характеризуются высокой степенью экологической безопасности и специфичности, однако их эффективность не всегда сопоставима с химическими препаратами вследствие высокой чувствительности к факторам окружающей среды. В связи с чем, изучение механизмов взаимодействия биологического агента с мишенью с учетом лимитирующих факторов для усиления энтомопатогенности микроорганизма в неблагоприятных для него условиях приобретает особую значимость.

Перспективными агентами биоконтроля численности хвое-грызущих насекомых являются анаморфные аскомицеты, включая представителей рода *Beauveria*. В природных и лабораторных условиях доказана высокая вирулентность *Beauveria bassiana* sensu lato в отношении широкого круга хозяев, включая гусениц *D. sibiricus* и имаго *P. proximus* (Половинко и др., 2010; Штерншис, 2012). Чистые культуры сибирских штаммов гриба *B. bassiana* были выделены нами из погибших гусениц *D. sibiricus*, обнаруженных в подстилке и кроне деревьев на территории вспышки их массового размножения (Красноярский край, 2016–2017 гг.). Микроструктуры исследовали методами фазово-контрастной и светопольной микроскопии (Nikon Eclipse Ci) в витальных и фиксированных препаратах (Билай, 1982). Видовую идентификацию подтверждали секвенированием участков генетических маркеров ITS и TEF-1alpha.

Скрининг биоконтрольных агентов в отношении *D. sibiricus* и *P. proximus* осуществляли среди быстрорастущих штаммов *B. bassiana*. Тест-объектами служили активные гусеницы сибирского шелкопряда (средний размер особи 24,5 мм) и имаго уссурийского полиграфа (насекомые были собраны вместе с корой и в течение 10 сут. до эксперимента хранились при температуре 5 °C). Инфицирование осуществляли контактным способом, размещая насекомых на поверхность конидиального слоя 25–30-ти суточной культуры гриба в чашке Петри в течение 60 с (для гусениц) и 15 с (для жуков). Контролем служили насекомые, не подвергшиеся обработке (Половинко и др., 2010). В качестве кормовой базы для сибирского шелкопряда использовали хвою *Pinus sibirica*. Наблюдение за развитием микоза проводили при температуре 14 и 22±1 °C; 12-ти часовом фотопериоде и влажности воздуха 90–95 %. Вирулентность оценивали по двум показателям: смертность (%) и срок гибели (сут). Погибших насекомых поверхностно стерилизовали и использовали для реизоляции исходного штамма.

Проведенное нами тестирование енисейских изолятов *B. bassiana* на энтомопатогенную активность в отношении гусениц *D. sibiricus* показало, что при температуре 22 °C инкубационный период у наиболее активных штаммов составил 3–5 сут. Развитие микоза инфицированных насекомых сопровождалось замедлением моторики на 4-е сутки эксперимента. Смертность особей варьировала в пределах 15–32 %, что в 2,5–5,3 раза выше контрольного показателя. Начало массовой гибели насекомых отмечено на 8–12-е сут.

Высоковирулентные штаммы, которые в перспективе могут стать основой биоинсектицида, должны обладать широким температурным оптимумом и высокой скоростью роста при пониженных температурах, обеспечивающей их высокую эффективность в климатических условиях Сибири. Только один енисейский штамм *B. bassiana* из трех пространственно обособленных групп изолятов обладает высокими ростовыми параметрами в температурном диапазоне 10–25 °C и характеризуется максимальной вирулентностью. На 12-е сутки эксперимента смертность гусениц составила 97 %, на 16-е сутки – 100 %. Гибель в контроле (насекомые без обработки) в результате микоза не была зафиксирована, и не превышала 18 % на момент завершения эксперимента. Повторная изоляция исходных штаммов в опытных вариантах варьировала в пределах 78–94 %, что подтверждает гибель насекомых от применяемых энтомопатогенных грибов и их высокую эффективность.

Вирулентность биоконтрольных агентов в условиях *in vivo* во многом зависит от условий окружающей среды (влажность, температура, растительные фитонциды), которые могут существенно снижать энтомопатогенную активность. Исследованиями некоторых авторов показано, что

температурные границы роста *B. bassiana* находятся в диапазоне 5–37 °С с максимальной вирулентностью при 20–28 °С (Fargues et al., 1997; Kryukov et al., 2012). Полученные нами данные также свидетельствуют, что снижение температуры до 12–14 °С существенно удлиняет инкубационный период и замедляет развитие микоза. Под действием наиболее вирулентных и быстрорастущих изолятов смертность в период с 4 по 12-е сутки не превысила 16 %, что в 5–8,5 раз меньше смертности за аналогичный период при температуре 22 °С. На 20-е сутки эксперимента смертность гусениц варьировала в пределах 34–43 %, что значительно уступало эффективности действия при более высокой температуре, но превышало контрольный показатель в среднем в 5,4 раза, что сопоставимо с результатами, полученными при оптимальной для гриба температуре.

Исследование вирулентности *B. bassiana* в отношении второго тест-объекта показало, что быстрорастущие штаммы обладают выраженными энтомопатогенными свойствами и в отношении имаго уссурийского полиграфа: развитие микоза инфицированных насекомых сопровождалось ограничением двигательной активности и массовой смертности жуков на 7–9-е сутки эксперимента. Под действием двух штаммов *B. bassiana* смертность составила 100 % уже на 5–7-е сутки эксперимента, в контроле этот показатель не превысил 15 %. Снижение температуры до 14–16 °С закономерно замедлило развитие микоза насекомых, однако уже на 9-е сутки смертность составила 88 %, а на 12-е сутки – 100 %. Реизоляция исходных штаммов из погибших насекомых варьировала в диапазоне 75–96 % на фоне отсутствия *B. bassiana* в контрольной группе жуков, что подтверждает высокую вирулентность исследуемых изолятов.

Таким образом, выделенные в очагах массовой гибели *D. sibiricus* культуры его природного энтомопатогена *B. bassiana* обладают высокой вирулентностью в условиях *in vitro* как в отношении сибирского шелкопряда, так и уссурийского полиграфа в температурном диапазоне 14–22 °С. Отмечено быстрое развитие микоза у тест-насекомых с ограничением их двигательной активности и последующей гибелью до 100 % особей в течение 7–16 суток на фоне реизоляции гриба в пределах 75–96 %. Отобраны наиболее вирулентные штаммы, обладающие максимальными ростовыми параметрами в температурном диапазоне 10–25 °С, что позволяет рассматривать их как перспективные биоконтрольные агенты для создания биоинсектицидов, эффективных в условиях Сибири.

Литература

Баранчиков Ю. Н., Петько В. М. О перспективах биологического контроля популяций инвазийного вредителя пихты сибирской – уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Bland. // Материалы IX Международного научного конгресса «Интерэкспо Гео-Сибирь-2013» (Новосибирск, 15–26 апреля 2013 г.). 2013. Т. 4. С. 97.

Баранчиков Ю. Н., Петько В. М., Целих Е. В. Паразиты инвазийного короеда *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera, Scolytidae) в очагах его массового размножения в Красноярском крае // Материалы XIV съезда Русского энтомологического общества (Санкт-Петербург, 27 августа – 1 сентября 2012 г.). 2012. С. 42.

Гниненко Ю. И. Вспышки массового размножения лесных насекомых в Сибири и на Дальнем Востоке в последней четверти XX в. // Лесохозяйственная информация. 2003. № 1. С. 46–57.

Керчев И. А., Крюков В. Ю., Ярославцева О. Н., Половинко Г. П., Токарев Ю. С., Глунов В. В. Первые сведения о грибных патогенах (Ascomycota, Hymenochaetales) в инвазийных популяциях уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. // Российский Журнал Биологических Инвазий. № 4. 2016. С. 41–50.

Кондаков Ю. П. Массовые размножения сибирского шелкопряда в лесах Красноярского края // Энтомологические исследования в Сибири. Красноярск. 2002. Вып. 2. С. 25–74.

Кривец С. А., Бисирова Э. М., Керчев И. А., Пац Е. Н., Чернова Н. А. Трансформация таежных экосистем в очаге инвазии полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в Западной Сибири // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2015. № 1. С. 41–63.

Методы экспериментальной микологии / Под ред. В. И. Билай. Киев: Наукова думка. 1982. 550 с.

Павлов И. Н. Биотические и абиотические факторы усыхания хвойных лесов Сибири и Дальнего востока // Сибирский экологический журнал. 2015. Т. 22. № 4. С. 537–554.

Павлов И. Н., Литовка Ю. А. *Neonectria fuckeliana* (C. Booth) Castl. & Rossman) – новый для Сибири вид фитопатогенного гриба // Современная микология в России. Т. 7. Материалы 4-го Съезда микологов России. М.: Национальная академия микологии. 2017. С. 88–89.

Половинко Г. П., Ярославцева О. Н., Тешебаева З. А., Крюков В. Ю. Доминирующие виды энтомофильных анаморфных аскомицетов Западной Сибири, Приморья и Киргизии // Сибирский экологический журнал. 2010. № 5. С. 709–716.

Штерншис М. В. Тенденции развития биотехнологии микробных средств защиты растений в России // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 2 (18). С. 92–100.

Юдина М. М., Дубатовов В. В., Быков Р. А., Илинский Ю. Ю. Симбиотическая бактерия *Wolbachia* в популяциях вредителя хвойных лесов *Dendrolimus superans sibiricus* Tschetverikov, 1908 (Lepidoptera: Lasiocampidae) // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016. 20 (6). С. 899–903.

Fargues J., Goettel M.S., Smits N., Ouedraogo A., Rougier M. Effect of temperature on vegetative growth of *Beauveria bassiana* isolates from different origins // Mycologia. 1997. Vol. 89. № 3. P. 383–392.

Kryukov V. Yu., Yaroslavl'tseva O. N., Elisaphenko E. A., Mitkovets P. V., Lednev G. R., Duisembekov B. A., Zakian S. M., Glupov V. V. Change in the temperature preferences of *Beauveria bassiana* sensu lato isolates in the latitude gradient of Siberia and Kazakhstan // Microbiology. 2012. Vol. 81. № 4. P. 453–459.

МИКОБИОТА КРЫЖОВНИКА, СМОРОДИНЫ И ЕЖЕВИКИ В НАГОРНОМ КАРАБАХЕ

Маркарян Г. Г.¹, Согоян Е. Ю.², Нанагюлян С. Г.²

¹ Арцахский государственный университет, texak05@mail.ru

² Ереванский государственный университет, yevasoghoyan@ysu.am

Территория Нагорно-Карабахской Республики (НКР) занимает юго-восточную часть Малого Кавказа, включая горные массивы Мрава и Карабаха, а также западную часть Кура-Аракской долины. НКР является горной республикой и имеет вертикальную зональность ландшафтов, чем и обуславливается разнообразие растительных сообществ и богатое биоразнообразие растений. В растительности НКР роль лесов особенно велика, они составляют около 24,7 % территории республики. Наиболее лесопокрываемые районы в Нагорном Карабахе – Мардакертский (91 000 га), Кашатагский (71 000 га), Карвачарский (32 000 га), Гадрутский (26 000 га). Леса НКР отличаются сложной структурой с большим биоразнообразием живых организмов, где доминируют древесные породы – деревья и кустарники (Балаян, 2012).

Целью настоящей работы было выявление патогенной микобиоты некоторых кустарников, таких как крыжовник, смородина (*Ribes*) и ежевика (*Rubus*), которые наиболее часто встречаются в лесах НКР.

Материалом наших исследований послужили собственные сборы фитопатогенных грибов на крыжовнике, смородине и ежевике, собранные в период с 2014 по 2017 г., гербарии кафедры ботаники и микологии ЕГУ (ERHM) и все доступные литературные данные. В основу работы положены методы маршрутно-экспедиционных и лабораторных исследований. Маршрутные обследования проводились в течение всего вегетационного периода. Изучались видовая принадлежность патогенов, сроки появления симптомов болезней, а также степень поражаемости видов растений. Сбор, описание и микроскопирование грибов проводились стандартными микологическими и фитопатологическими методами (Muller, 2004; Maheshwari, 2011).

Полученные нами данные позволили обобщить сведения о патогенных микромицетах, поражающих крыжовник, смородину и ежевику на территории НКР (табл.)

Распределение видов микромицетов по родам растений-хозяев

Роды растений-хозяев	Виды патогенных грибов
<i>Ribes</i>	<i>Ascochyta ribesia</i> Sacc. & Fautrey <i>Botrytis cinerea</i> Pers. <i>Drepanopeziza ribis</i> (Rehm ex Kleb.) Höhn. <i>Monilinia laxa</i> (Aderh. & Ruhland) Honey <i>Mycosphaerella ribis</i> (Sacc.) Lindau <i>Podosphaera mors-uvae</i> (Schwein.) U. Braun & S. Takam. <i>Puccinia ribesii-caricis</i> Kleb. <i>Verticillium dahliae</i> Kleb.
<i>Rubus</i>	<i>Botrytis cinerea</i> Pers. <i>Gloeosporium venetum</i> Speg. <i>Phragmidium rubi-idaei</i> (DC.) P. Karst. <i>Phragmidium bulbosum</i> (Fr.) Schltdl. (Syn.: Ph. rubi) <i>Septoria rubi</i> West.

Крыжовник в диком виде распространен на Кавказе, в Закавказье, в Азии, в НКР встречается в лесах и опушках, зарегистрирован в Красной книге Армении. Смородина и ежевика растут повсеместно на опушках леса, ежевика представлена 10 видами, наиболее чаще встречаются *Rubus caucasicus*, *R. caesius*, *R. armeniacus*. На видах этих растений паразитирует 13 видов патогенных грибов, которые поражают различные органы – листья, стебли, плоды.

Из болезней листьев чаще встречаются мучнистая роса (возбудитель – *Podosphaera morsuvae*), ржавчина (*Puccinia ribesii-caricis*; *Phragmidium rubi-idaei*; *Ph. bulbosum*), септориоз (*Septoria rubi*), аскохитоз (*Ascochyta ribesia*) и др. На плодах крыжовника и смородины встречается монилиоз (*Monilinia laxa*), а серая гниль (*Botrytis cinerea*) поражает также плоды ежевики.

В докладе будут отмечены распространенность патогенов в различных природных условиях, их зависимость от изменения климата, а также вредоносность и практическое значение.

Данные о распространенности этих грибов могут быть использованы для дальнейшего мониторинга микромицетов, а также позволят своевременно обосновать и провести необходимые защитные мероприятия.

Литература

Балаян К. В. Обзор о разнообразии дендрофлоры НКР. Биологический журнал Армении. 1(64). 2012. С. 10–18.

Maheshwari R. Fungi: Experimental methods in biology. 2011. 358 p.

Mueller G. M. et al. Biodiversity of Fungi: Inventory and Monitoring Methods / New York: Elsevier Academic Press, 2004. 777 p.

БОЛЕЗНИ СТВОЛОВ БЕРЕЗЫ В ЛЕВОБЕРЕЖНОЙ ЛЕСОСТЕПИ УКРАИНЫ

Мешкова В. Л.¹, Кошеляева Я. В.²

¹ Украинский НИИ лесного хозяйства и агролесомелиорации им. Г. Н. Высоцкого,
Valentynamechkova@gmail.com

² Харьковский Национальный аграрный университет им. В. В. Докучаева,
yana120783@i.ua

Площадь насаждений березы повислой (*Betula pendula* Roth) в лесном фонде Украины составляет 5,7 %, в Левобережной лесостепи – около 2 %. Большинство березовых насаждений региона – искусственного происхождения. Средний возраст – 30–50 лет, средняя полнота – 0,6–0,7. Береза растет преимущественно в свежих и влажных субориях, свежих и влажных сугрудках и свежих грядках (Meshkova, Koshelyaeva, 2015).

Исследования санитарного состояния березы повислой, ее вредителей и болезней в регионе начаты в 2015 г. Изучены особенности распространения в насаждениях 16 видов ксилофагов (Скрильник, Кошеляева, 2015), а также очагов бактериальной водянки березы (возбудитель *Erwinia nimipressuralis*) (Кошеляева, 2017; Мешкова, Кошеляева, 2017). Данные по встречаемости дереворазрушающих грибов на деревьях различного санитарного состояния, а также сочетания разных биотических агентов на одних и тех же деревьях березы нами до сих пор не были проанализированы.

Цель данного исследования – выявить особенности встречаемости насекомых-ксилофагов, дереворазрушающих грибов и бактериальной водянки на деревьях березы повислой различного санитарного состояния в Левобережной лесостепи Украины.

Методика исследования. Обследованы леса с участием березы повислой Харьковской и Полтавской области с учетом представительства этой породы в Левобережной лесостепи Украины по типу лесорастительных условий, возрасту, составу и полноте. В выборку включены леса искусственного и естественного семенного и естественного вегетативного происхождения в типах лесорастительных условий А₂, В₂, В₃, С₂, С₃, С₄, D₂, D₃. Доля березы в составе насаждений составляла от 2 до 10 единиц, возраст насаждений 10–70 лет, полнота 0,5–0,9 единицы.

При обследовании насаждений в каждом выделе осматривали не менее 100 деревьев. Оценивали категорию санитарного состояния каждого дерева (I – здоровые; II – ослабленные; III – сильно ослабленные; IV – усыхающие; V – свежий сухостой; VI – старый сухостой). Регистрировали

уровень дефолиации крон, наличие водяных побегов, плодовых тел грибов, признаков заселения насекомыми-ксилофагами и заражения бактериальной водянкой. Индекс санитарного состояния для групп деревьев с определенными признаками рассчитывали как среднее взвешенное значение оценок санитарного состояния каждого дерева в выборке, вычисляя данный показатель для всех деревьев (I_{c1-6}) и для жизнеспособных деревьев I–IV категорий санитарного состояния (I_{c1-4}). Статистический анализ осуществляли с помощью пакета программ MS Excel, вычисляя тетраэдрический показатель связи между встречаемостью сочетаний отдельных биотических агентов на одних и тех же деревьях березы, достоверность которого оценивали по критерию χ^2 (Атраментова, Утевская, 2008).

Результаты. В выборке обследованных насаждений погибшие деревья березы составляли 4,4 %, то есть их доля находилась в пределах естественного отпада. Средняя дефолиация крон закономерно увеличивалась по мере ухудшения санитарного состояния, составляя для выборок деревьев I, II, III и IV категорий 13,1; 30,6; 47 и 75,7 % соответственно. В общей выборке деревьев поселения насекомых-ксилофагов обнаружили на 4,7 % стволов, признаки бактериальной водянки – на 2 %, а плодовые тела дереворазрушающих грибов – на 1,4 % стволов березы повислой. Также встречались различные сочетания данных биотических агентов на одних и тех же деревьях: поселения ксилофагов и плодовые тела грибов – 0,7 %, поселения ксилофагов и бактериальная водянка – 0,7 %.

На стволах 4,7 % деревьев были обнаружены водяные побеги, которые часто являются проявлением реакции дерева на неблагоприятные изменения экологических условий (колебания уровня грунтовых вод, заморозки), а также характерны для начальных стадий развития инфекции.

Среди 16 обнаруженных насекомых-ксилофагов доминировали 2 вида, заселявшие живые деревья и завершающие развитие в сухостойных. Так большой березовый рогохвост (*Tremex fuscicornis* (Fabricius, 1787)) заселял лишь усыхающие деревья, а непарный многоядный короед (*Xyleborus saxeseni* (Ratzeburg, 1837)) – сильно ослабленные. Жуки последнего вида вносят споры амброзиевых грибов в ходы и обеспечивают питание личинок, которые не способны усваивать питательные вещества из древесины.

В местах поселения насекомых-ксилофагов на стволах были видны бурые потеки, что часто свидетельствовало о заражении дерева возбудителем бактериальной водянки. Дополнительными внешними признаками болезни являются разреженность крон, желтоватые мелкие листья, обилие водяных побегов, красноватые пятна на коре, вздутия, вытекающий из них экссудат с характерным кисловатым запахом.

Из дереворазрушающих грибов живые деревья березы наиболее часто заселяли: трутовик настоящий – *Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr., трутовик березовый – *Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) P. Karst, трутовик скошенный (чага) – *Inonotus obliquus* (Ach. ex Pers.) Pilát и трутовик окаймленный – *Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) P. Karst. Эти же виды встречались и на погибших березах (рис. 1).



Рис. 1. Распределение дереворазрушающих грибов на живых и мертвых деревьях березы повислой

Наиболее часто встречалась чага (44,4 и 33,3 % от всех заселенных трутовиками живых и мертвых деревьев соответственно). Доля трутовика настоящего и окаймленного среди всех доразрушающих грибов была одинаковой (25 % всех деревьев с плодовыми телами трутовиков), однако этот показатель был несколько большим при рассмотрении погибших деревьев, чем живых (22,2 и 26,7 % от всех заселенных трутовиками живых и мертвых деревьев соответственно). Трутовик березовый составлял 11,1 и 13,3 % от всех заселенных трутовиками живых и мертвых деревьев соответственно.

Анализ результатов обследования березовых насаждений показал, что в общей выборке преобладают (64,8 %) деревья I категории санитарного состояния (рис. 2). Доля деревьев II категории в 3,5 раза меньше (18,5 %), продолжает уменьшаться до V категории (0,9 %), однако доля деревьев VI категории в два раза больше, чем IV, поскольку сухостойные деревья могут накапливаться за несколько лет. Доля деревьев с наличием плодовых тел доразрушающих грибов мало изменяется среди экземпляров II–V категории и заметно возрастает (в 2,8 раза) в выборке деревьев VI категории (45,8 %) по сравнению с деревьями V категории (16,7 %).

Доля деревьев, заселенных ксилофагами и зараженных бактериальной водянкой, достигает максимума (43,9 и 52,9 %) среди экземпляров III категории санитарного состояния. По мере ухудшения состояния деревьев с III до V категории санитарного состояния встречаемость экземпляров с признаками бактериальной водянки и заселения ксилофагами уменьшается. В выборке деревьев с признаками бактериальной водянки дальнейшее снижение этой доли отмечено и в старом сухостое, в то время как доля экземпляров с признаками заселения ксилофагами в старом сухостое в 1,8 раза больше, чем в свежем сухостое (см. рис. 2).



Рис. 2. Распределение по категориям санитарного состояния всех деревьев березы и деревьев этой породы с признаками отдельных групп биотических агентов

Учитывая, что физиологическая вредоносность ксилофагов и патогенов проявляется в ухудшении состояния деревьев вплоть до гибели, а техническая вредоносность – в ухудшении качества древесины, мы рассчитали значения индексов санитарного состояния в выборках деревьев с плодовыми телами грибов, с признаками бактериальной водянки и заселенных ксилофагами (рис. 3).

Так, индекс санитарного состояния всех обследованных деревьев составил 1,7 балла, а всех жизнеспособных деревьев – 1,5 балла. Судя по значению индекса, рассчитанному для всех деревьев, наихудшим состоянием характеризуются березы с наличием плодовых тел грибов (IV,6 балла). Это связано с тем, что грибы, начинающие развитие в живых деревьях, продолжают его в мертвых. Индекс санитарного состояния деревьев, заселенных ксилофагами, составляет III,7 балла, а с признаками бактериальной водянки – III,1 балла. В то же время индекс санитарного состояния жизнеспособных деревьев березы с признаками всех названных групп биотических агентов намного ниже. При этом разница значений двух названных индексов минимальна в группе деревьев с признаками бактериальной водянки, которая не развивается в погибших деревьях, а максимальна – в группе деревьев с плодовыми телами грибов. Во всех трех выборках значение индекса санитарного состояния жизнеспособных деревьев примерно одинаково (II,8–III).

Статистический анализ встречаемости сочетаний отдельных биотических агентов на одних и тех же деревьях позволил выявить достоверную связь между зараженностью березы бактериальной водянкой и заселенностью большим березовым рогахвостом ($\chi^2_{\text{факт}}=112,7$; $\chi^2_{0,05}=3,84$) или непарным многоядным короедом ($\chi^2_{\text{факт}}=33,2$; $\chi^2_{0,05}=3,84$). Подобные связи между зараженностью березы бактериальной водянкой и другими распространенными ксилофагами, в частности, зеленой узкотелой златкой (*Agrilus viridis* Linnaeus, 1758), древесницей вьедливой (*Zeuzera pyrina* Linnaeus, 1761), заболонником березовым (*Scolytus ratzeburgi* Janson 1856) оказались недостоверными.

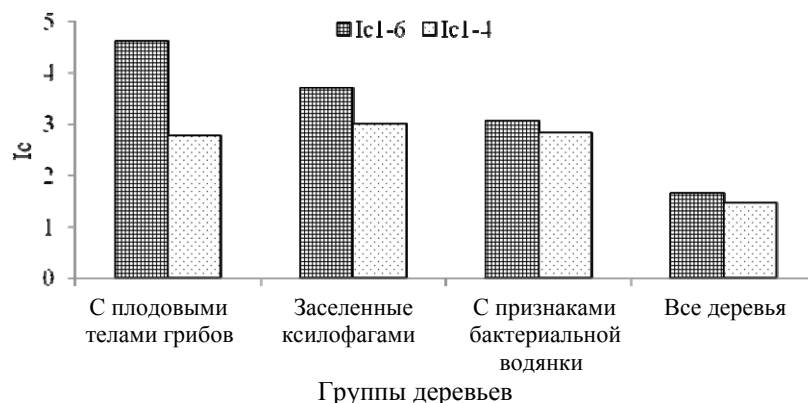


Рис. 3. Индекс санитарного состояния, вычисленный для всех (I_{c1-6}) и для жизнеспособных деревьев (I_{c1-4}), в выборках берез с плодовыми телами грибов, признаками бактериальной водянки и заселенных ксилофагами

Достоверная связь выявлена также между зараженностью березы дереворазрушающими грибами и заселенностью ксилофагами ($\chi^2_{\text{факт}}=110,7$; $\chi^2_{0,05}=3,84$), а также показана приуроченность бактериальной водянки к порослевым насаждениям ($\chi^2_{\text{факт}}=13,5$; $\chi^2_{0,05}=3,84$). Связь между зараженностью березы бактериальной водянкой и образованием водяных побегов статистически не удалось доказать ($\chi^2_{\text{факт}}=0,3$; $\chi^2_{0,05}=3,84$), несмотря на то, что образование водяных побегов считается одним из важных диагностических признаков этой болезни (Гниненко, Жуков, 2006).

Литература

- Атраментова Л. А., Утевская О. В. Статистические методы в биологии. Горловка, 2008. 148 с.
- Гниненко Ю. И., Жуков А. М. Научно-методические рекомендации по выявлению очагов и диагностике бактериальной водянки березы. ВНИИЛМ, Пушкино, 2006. 18 с.
- Кошеляева Я. В. Ранні ознаки бактеріальної водянки берези повислої (*Betula pendula* Roth). Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія «Фітопатологія та ентомологія». 2017. № 1–2. С. 76–82.
- Мешкова В. Л., Кошеляева Я. В. Санитарное состояние березы повислой (*Betula pendula* Roth) в различных лесорастительных условиях Левобережной Лесостепи Украины. Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. СПб., 2017. Вып. 220. С. 155–168.
- Скрильчик Ю. С., Кошеляева Я. В. Перші результати вивчення стовбурових комах берези повислої (*Betula pendula* Roth.) у Харківській області. Вісті Харк. ентомол. т-ва. 2015. Т. XXIII, вип. 1. С. 54–58.
- Meshkova V., Koshelyaeva Y. Silver birch (*Betula pendula* Roth) in the forests of the Left-bank Forest Steppe of Ukraine. Forestry & Forest Melioration. 2015. Iss. 126. P. 74–80.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ И ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СЪЕДОБНЫХ ГРИБОВ В ЛЕСАХ БЕЛАРУСИ

Моисеева Т. Р., Бордок И. В., Маховик И. В., Волкова Н. В., Пасмурцева Н. В.

Институт леса НАН Беларуси, tatianam.forest@gmail.com

Леса Беларуси, занимая почти 40 % территории страны, богаты не только древесно-кустарниковой растительностью, фауной, ягодами, но и грибами-макромицетами. Разнообразие последних составляет 1,4 тыс. видов, из них – около 200 съедобны, и лишь 15 принадлежит к категории ядовитых.

Общеизвестно, что плодоношение грибов зависит от комплекса погодных факторов текущего, предшествующего и даже нескольких предыдущих лет. Имеет значение температура и влажность воздуха, количество выпавших осадков накануне и в период плодоношения макромицетов. Обилию грибов способствуют умеренно холодная зима с устойчивым снежным покровом; влажная, теплая весна и умеренно теплое с обилием кратковременных дождей лето. В засушливые годы, а также в холодные, дождливые летние сезоны урожай обычно низкий, а во многих местах грибы и вовсе не появляются. Наблюдаются сдвиги плодоношения их к осени, как в 2012 и 2015 годах, или появление в мае 2013 и мае 2014 годов на фоне теплых обильных дождей как весенних, так и многих летних грибов. Погодные условия отдельных лет могут изменять число периодов, продолжительность плодоношения грибов и их обилие. В Беларуси сбор грибов приходится, в основном, на август (36 %) и сентябрь (50 %). На июнь выпадает 2 %, июль – 8 % и октябрь – 4 % годового урожая грибов. Места появления их меняются в зависимости от влажности и температуры. Так, если в благоприятные годы их можно найти повсюду, то во время засухи грибы чаще всего встречаются во влажных типах леса, а в дождливые годы растут на склонах оврагов, холмов, в наименее затененных местах. На плодоношение грибов влияют и биологические особенности вида. Сотрудниками нашего института установлено, что ранние грибы в условиях Беларуси начинают развиваться при сумме эффективных температур не менее 500–530 °С, летние – не менее 780–810 °С, поздние – выше 1000 °С (Гримашевич, 2002).

Для контроля за состоянием естественных угодий и ежегодной корректировки допустимых объемов заготовок грибов в разрезе видов с 2006–2008 гг. в Беларуси была создана сеть мониторинга – постоянные пункты наблюдения (ППН) по ресурсообразующим видам съедобных грибов: белый гриб, подберезовик, подосиновик, лисичка обыкновенная, опенок осенний. Учетом плодоношения дикорастущих грибов активно занимался В.В. Гримашевич. Автором разработана методика проведения мониторинга объектов растительного мира (Гримашевич, 2002, 2011, 2013). Кроме этого, оценка динамики урожайности и состояния грибных угодий проводилась во всех геоботанических зонах на временных пробных площадях (ВПП).

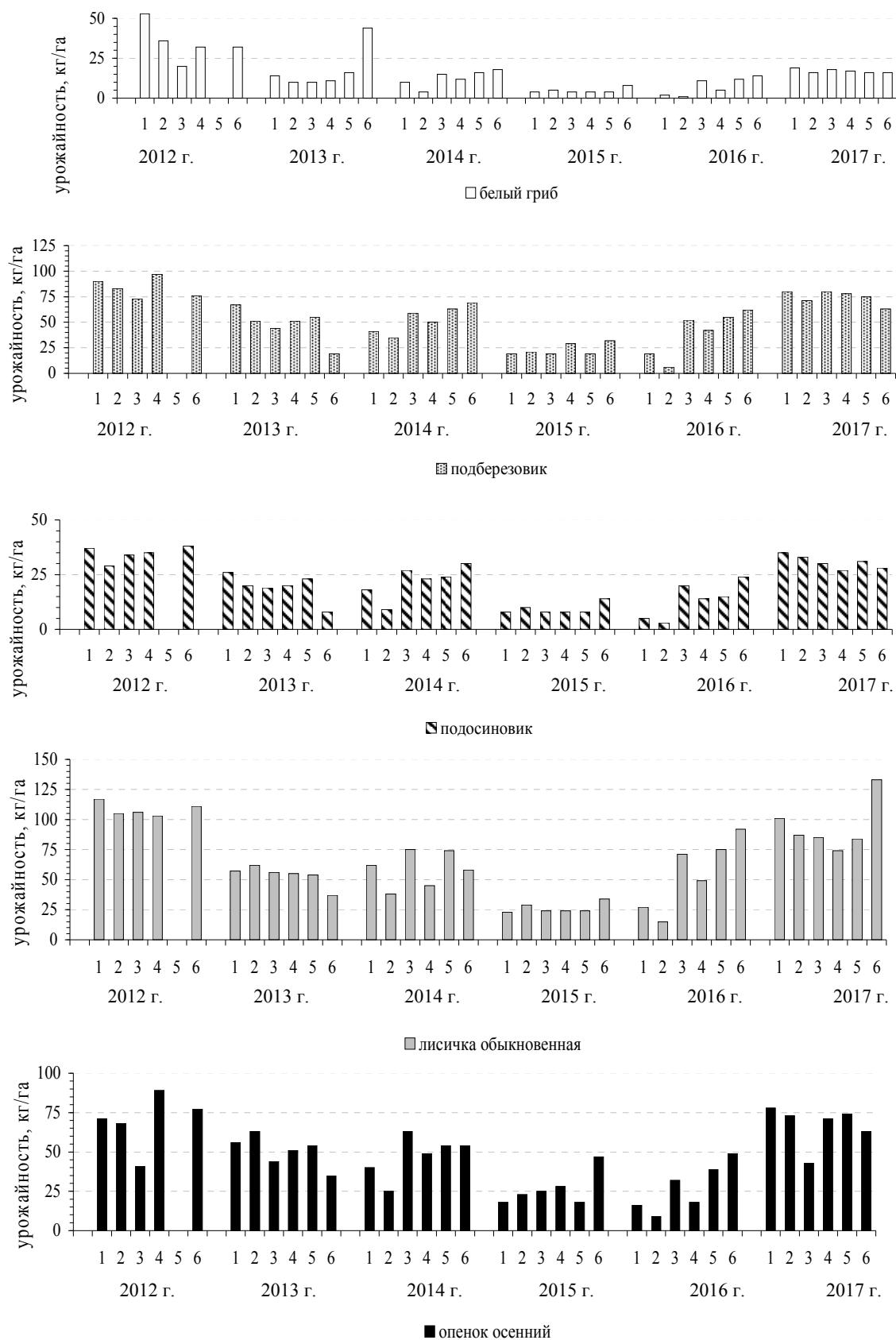
Мониторинг съедобных грибов проводили на 13 ППН (по 4 в Гомельской, Могилевской, Витебской и 1 в Гродненской областях), выборочное маршрутное обследование – на 176 ВПП. Изучено плодоношение грибов в 72 лесхозах Гомельского, Могилевского, Гродненского, Брестского, Витебского и Минского ГПЛХО, а также на Двинской, Жорновской, Корневской ЭЛБ Института леса НАН Беларуси, в Национальных парках «Беловежская пуща» и «Припятский». Всего обследовано свыше 2,1 тыс. га грибных угодий. Проанализированы сведения по продуктивности грибных угодий, предоставленные 80 лесохозяйственными учреждениями Беларуси. Данные мониторинга ресурсообразующих видов съедобных грибов в лесах Беларуси за 2012–2017 гг. отражены на диаграммах (рис.).

Для объективной оценки плодоношения основных видов грибов, приведем ретроспективный анализ сведений за последние 6 лет.

Погодные условия вегетационного сезона 2012 г. (обильного на осадки, особенно в августе) способствовали хорошему плодоношению грибов в лесах по всей Беларуси, но наиболее высокая (в среднем 53 кг/га) урожайность белого гриба отмечена в Брестской области. Другие виды плодоносили по всей территории страны в среднем от 29 до 108 кг/га. Больше всего грибов отмечено в Брестской и Могилевской областях.

Появившись весной 2013 г., грибы из-за жары и дефицита влаги в летний сезон свой рост прекратили. Лишь дождливой и теплой осенью плодоношение их возобновилось. Наиболее высокий урожай белых грибов (в среднем 44 кг/га) отмечен в северном регионе. Урожайность лисичек и опять составила на юге страны 62–63 кг/га. Подберезовики и подосиновики лучше плодоносили в лесах Брестской области – в среднем 67 и 26 кг/га соответственно.

В 2014 г. благодаря большому количеству выпавших осадков (местами 1,5–2 и более месячной нормы) и повышенным температурам с конца мая отмечена первая волна плодоношения коловоиков. Летом из-за жары и дефицита влаги продуктивность всех грибных угодий пошла на спад. Лишь на севере Беларуси отмечен высокий урожай белых грибов, подберезовиков, подосиновиков – 18, 69 и 30 кг/га соответственно. Опенок чаще всего встречался в западном регионе страны при средней урожайности 63 кг/га.



Данные мониторинга по урожайности ресурсообразующих видов съедобных грибов в лесах Беларуси (2012–2017 гг.):

1 – Брестская область; 3 – Гродненская область; 5 – Минская область;
2 – Гомельская область; 4 – Могилевская область; 6 – Витебская область

В 2015 г. из-за сильных дождей в мае-начале июня на юге Беларуси местами отмечена первая волна белых грибов, подберезовиков, подосиновиков, лисичек. Однако из-за жары и низкой влажности воздуха впоследствии грибы эти исчезли. Плодоношению их не способствовали погодные условия лета и начала осени. Ситуация изменилась лишь к концу октября: в ряде районов местами за сутки выпало более 70 % месячной нормы осадков, что обеспечило появление всех видов съедобных грибов на севере республики.

В 2016 г. благодаря осадкам и теплу в апреле-мае отмечено появление белых грибов, подберезовиков, подосиновиков, лисичек. Но на юге и юго-западе страны из-за дефицита влаги в почве летом оно пошло на спад, о чем свидетельствует урожай по всем видам для этих регионов – 1–27 кг/га. В Гродненской и Могилевской областях он колебался от низкого (5–20 кг/га) до среднего (42–71 кг/га), и лишь в Минской и Витебской областях наблюдалась высокая (75–92 кг/га) урожайность лисички, а на севере также белого гриба (14 кг/га) и подберезовика (62 кг/га).

В 2017 г. плодоношение всех видов грибов было обильным: белого гриба – 16–19 кг/га, подберезовика – 63–80 кг/га, подосиновика – 27–35 кг/га, лисички – 74–133 кг/га, опенка осеннего – 43–78 кг/га. Самый высокий урожай белого гриба, подберезовика, подосиновика и опенка осеннего отмечен в Брестской, лисички – в Витебской области.

Кроме перечисленных видов съедобных грибов в лесах Беларуси представлены и другие виды макромицетов. Так, весь вегетационный сезон 2012 г. в Могилевской, Витебской и Гомельской областях обильно плодоносили маслята. На юге страны наблюдался очень хороший урожай волнушек, подгруздков белых и груздей черных. Во всех регионах часто встречались сыроежки, зеленки, рядовки серые. Лишь на севере из-за похолодания осенние грибы были редкими.

По сравнению с предыдущим сезоном, в 2013 г. урожайность маслят, волнушек, подгруздков и груздей оказалась ниже, но зато чаще встречались польские грибы, особенно на юге страны, а весной – моховики в лесах Брестщины. Во всех областях (на Витебщине – реже) плодоносили зеленки, подгруздки белые, грузди черные, рядовки серые и скученные.

В 2014–2015 гг. отмечены единично и локально на юге маслята, моховики, а также во всех регионах – сыроежки, опять летние, гриб-зонтик пестрый, зеленки, волнушки, рядовки.

В середине апреля-первой половине мая 2016 г. во всех регионах Беларуси зафиксировано появление сморчков, на юге – первая волна маслят. Однако из-за аномальных погодных условий плодоношение грибов было кратковременным, возобновилось оно лишь к осени. Из-за дефицита влаги и жаркой погоды даже сыроежки и мухоморы встречались крайне редко. В центральных регионах и на севере Беларуси из-за раннего похолодания и образования снежного покрова рост грибов во 2-й половине октября прекратился.

В 2017 г. видовой состав съедобных грибов оказался очень разнообразным. Появились такие грибы, притом в некоторых местах в больших количествах, как рыжики. Обильно плодоносили моховики, маслята, козляки, подгруздки, гриб-зонтик пестрый. Достаточное количество осадков, временами прохладное лето и продолжительная теплая осень благоприятствовали появлению и хорошему плодоношению как летних видов грибов, так и позднеосенних (рядовки, зеленки, подзеленки, волнушки, грузди, подгруздки и др.).

Исходя из данных мониторинга грибных угодий в Беларуси за период с 2012 по 2017 гг., наиболее благоприятным для плодоношения всех видов съедобных грибов оказались 2012 и 2017 годы, наименее – 2015 г. Белый гриб лучше всего (в среднем 53 кг/га) плодоносил на юго-западе, подберезовик (в среднем 90–97 кг/га) – в Брестской и Могилевской областях в 2012 г. Наиболее высокий урожай подосиновика отмечен в 2012 г. в Витебской области, здесь же в 2017 г. зафиксировано больше всего лисичек (133 кг/га). Особенно много (в среднем 89 кг/га) осенних опят встречалось в лесах Могилевщины в 2012 г.

Проведенный мониторинг 2012–2017 гг. позволил оценить ресурсы съедобных грибов в Беларуси. Вместе с тем нами отмечено, что на отдельных ППН и ВПП сборщиками нарушалось до 10–20 % подстилки, что отрицательно сказалось на плодоношении макромицетов. Для более объективной оценки состояния и организации прогноза сеть мониторинга в лесах Беларуси планируется расширять.

Таким образом, полученные сведения о грибах-макромицетах имеют фундаментальное значение с точки зрения динамики видового и биологического разнообразия, а данные продуктивности грибных угодий будут востребованы организациями, ведущими промысловые заготовки, и местным населением.

Литература

Гриماشевич В. В. Рациональное использование пищевых ресурсов леса Беларуси. Гомель: ИЛ НАН Беларуси, 2002. 261 с.

Гриماشевич В. В. Методика проведения мониторинга растительного мира в составе Национальной системы мониторинга окружающей среды Республики Беларусь / Ин-т экспер. бот. им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси. Минск: Право и экономика, 2011. 165 с.

Гриماشевич В. В. Организация и проведение мониторинга ресурсообразующих видов ягодных растений и съедобных грибов Беларуси // Мониторинг и оценка состояния раст-го мира: материалы IV Межд. научн. конф., 30 сент. – 4 окт. 2013 г., Минск – Браславы, редкол. А. В. Пугачевский [и др.]. Минск: ГУ «БелИСА», 2013. С. 18–21.

МНОГОЛЕТНИЙ МОНИТОРИНГ СОСТОЯНИЯ ЛЕСОВ БАЙКАЛЬСКОГО РЕГИОНА И ВЫЯВЛЕНИЕ ПРИЧИН МАССОВЫХ ПОВРЕЖДЕНИЙ ЛЕСА

Морозова Т. И.^{1,2}, Воронин В. И.²

¹ Иркутская межобластная ветеринарная лаборатория, ti.morozova@mail.ru

² Сибирский институт физиологии и биохимии СО РАН, bioin@sifibr.irk.ru

Многолетний мониторинг динамики численности насекомых в лесах Байкальского региона проводится с 1960-х годов, а с 1980-х годов активно начал проводиться и фитопатологический мониторинг. Для региона актуальны исследования насекомых-вредителей и грибных болезней леса, поскольку они являются существенным фактором, повреждающим древесные породы. На ряде лесопокрываемых территорий изучались очаги размножения насекомых-дендрофагов и массовые грибные эпифитотии. В настоящее время выявлено более 200 видов грибов, имеющих фитопатогенную значимость, исследована динамика вызываемых ими патологических процессов, разработаны методы диагностирования некоторых болезней (Морозова, 2015).

При выяснении фитопатологической обстановки в пределах обширного региона потребовался системный подход, заключающийся в последовательном изучении состава возбудителей, выделении среди них видов вызывающих эпифитотии, выяснении их биологических и экологических особенностей, оценке эколого-хозяйственного значения, выявлении факторов, повышающих вредоносность. Это позволило определить круг возбудителей инфекций, подлежащих лесопатологическому надзору, выделить лесные территории, отличающиеся наибольшей вероятностью возникновения очагов заболеваний.

Появившиеся недавно повреждения темнохвойных лесов в Прибайкалье, которые ранее в данном регионе не были отмечены, имеют неясную этимологию и не установленные масштабы, и поэтому условно именуются нами «новыми» болезнями (Воронин и др., 2015). В ослабленных лесных массивах с большой долей вероятности произойдет усиление негативного действия грибов-микромикетов и насекомых-вредителей. Особую опасность представляет существенное снижение уровня атмосферного увлажнения этих лесов, которое может привести к их массовому усыханию. Необходимо срочное обследование древостоев с целью определения способов борьбы с бактериальным поражением. Выявить причины и оценить масштабы массового ослабления и усыхания темнохвойных лесов Прибайкалья, поставить диагноз болезни и предложить действия, позволяющие сохранить устойчивое физиологическое состояние этих лесов (Морозова, Воронин, 2017).

В случае подтверждения гипотезы о бактериальном повреждении, полученные результаты будут уникальными для России, поскольку таких массовых событий в сибирской тайге доселе не случалось, или они не были установлены. Сведения о бактериальных болезнях хвойных в мировой научной литературе также скудны и наши данные, несомненно, будут представлять в этом плане большой интерес. Не менее важными будут являться практические результаты по сохранению темнохвойной тайги Прибайкалья.

В настоящее время в Байкальском регионе зарегистрировано 150 видов наиболее вредоносных грибов, паразитирующих на древесных и кустарниковых породах. В частности, зарегистрировано около 50 видов микромикетов, повреждающих крону деревьев. К доминирующим патогенам лесобразующих пород отнесено около 30 видов. В зависимости от состава, фитоценотической структуры и микроклимата насаждений набор доминантов существенно меняется. Нами выделено

24 природных фитопатогенных комплекса, в которых в различных сочетаниях доминирует от 2 до 17 видов возбудителей болезней леса. В определенных лесорастительных условиях часть из них способна вызывать массовые поражения древостоев, сопровождающиеся значительными экологическими изменениями и хозяйственными потерями. Так, сильное заболевание сосны смоляным раком (возбудитель – *Cronatium ribicola*) проявляется в достаточно ксерофитных условиях – в сосняках бруснично-травяных, разнотравных и остепненных. В темнохвойных лесах наиболее неблагоприятная фитопатологическая ситуация складывается в кедрово-пихтовых чернично-травяных насаждениях, имеющих хорошую теплообеспеченность и увлажнение: на пихте здесь в массе проявляется увядание побегов (*Delphiniella balsameae*) и раковые заболевания ветвей (*Lachnellula pini*, *L. calyciformis*); хвоя кедра поражается обыкновенным шютте (*Lophodermium pinastri*), ветви – раковым заболеванием (*L. pini*). Последний возбудитель имеет высокую вредоносность и в кедровых чернично-зеленомошных лесах, а также в подгольцовых кедровостланиковых зарослях. В темнохвойных кустарничково-моховых лесах отмечается массовое поражение пихты бурым шютте (*Herpotrichia juniperi*) (Белова, Морозова, 2017).

У березы наибольшее распространение корневой гнили (*Armillariella mellea*) наблюдается в березово-осиновых травяных лесах и в березово-еловых кустарничково-травяных лесах речных долин. Для последних ассоциаций характерно также массовое поражение хвои ели возбудителем шютте (*Lophodermium macrosporum*), а шишек – ржавчиной (*Chrysomyxa pirolata*).

Антропогенные воздействия, в особенности атмосферное загрязнение, вызывают крупные перестройки в фитопатогенных комплексах. Большое значение при этом имеет компонентный состав загрязнителей. Для древостоев, испытывающих преимущественное воздействие серосодержащих соединений, характерна замена массовых фитопатогенов, свойственных незагрязненным насаждениям, на иные комплексы. В районах повышенного атмосферного загрязнения происходят последовательные изменения в составе и активности патогенных организмов. Вспышки эпифитотий возникают при начальном ослаблении древостоев. По мере накопления токсических веществ и продолжительности их действия на растения меняется характер распространенности и динамика численности отдельных патогенных видов на разном удалении от эпицентра загрязнения.

Патогенные грибы реагируют на распространение токсикантов в атмосфере и физиологическое состояние растений. Их специфические группировки могут служить индикаторами отдельных этапов ослабления деревьев, при этом, для каждой древесной породы биоиндикаторами могут служить только конкретные виды микромицетов. При ведении фитопатологического мониторинга в лесах, подверженных действию промышленных эмиссий, необходимо учитывать вид загрязнителя, его концентрацию, продолжительность токсической нагрузки. Необходимо учитывать особенности биотопического распределения возбудителей в различных ландшафтно-климатических условиях, поскольку активность вида меняется в разных типах леса и в разных высотно-поясных комплексах.

В последнее десятилетие происходят грибные эпифитотии видов, ранее не отмечавшихся в массе в нашем регионе, например, эпифитотии склерофомоза – массового повреждения сосны в разных районах Прибайкалья. Участились также случаи заболевания типа шютте, корневые гнили, склеродерриоз, бактериозы древесных пород. Это касается не только хвойных, но и лиственных пород. Повреждению подвержены береза, осина, вяз, тополь, яблоня, черемуха. Оно сопровождается массовым размножением насекомых – тлей, пядениц, шелкопрядов.

Ярко выраженные пространственные закономерности фитопатологической обстановки делают актуальным ее картографическое отображение. На базе накопленной информации о биотопических особенностях состава патогенных организмов, их численности и вредоносности в естественных условиях и при антропогенной нарушенности среды нами разрабатывается серия лесопатологических карт. Для «Экологического атласа Иркутской области» создана карта «Лесопатологическая обстановка» (М 1:2500000). Проектируется «Лесопатологическая карта Республики Бурятия» (М:1500000). Эти карты позволят лесохозяйственным организациям сосредоточить внимание на территориях, с наибольшей фитопатологической угрозой, и тем самым, повысить эффективность лесозащиты.

Деструктивные факторы воздействуют на лес комплексно и зачастую связаны между собой, поэтому причины деструкции лесов должны и рассматриваться комплексно, с учетом всех значимых факторов, определяющих этот процесс, и выявление их является актуальной проблемой

экологических исследований. В результате таких исследований будут установлены причины и масштабы усыхания крупных массивов темнохвойных лесов в центральной экологической зоне Байкальской природной территории.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (проект № 17-29-05074).

Литература

Воронин В. И., Морозова Т. И., Осколков В. А., Ставников Д. Ю. «Новая» болезнь лесов Прибайкалья // Актуальные проблемы науки Прибайкалья. Иркутск: Изд-во ИГ СО РАН, 2015. С. 85–90.

Морозова Т. И. Комплекс заболеваний, выявленный на хвойных породах в Байкальской Сибири // Защита лесов от вредителей и болезней: научные основы, методы и технологии: Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием (Иркутск-Танхой, 14–17 сентября 2015 г.). Иркутск : Изд-во ИГ СО РАН, 2015. С. 68–72.

Белова Н. А., Морозова Т. И. Роль насекомых в ослаблении и усыхании древостоев Байкальского заповедника // XV Съезд Русского энтомологического общества (Новосибирск, 31 июля – 7 августа 2017 г.): Материалы съезда. Новосибирск: Изд-во «Гарамонд», 2017. С. 52–53.

Морозова Т. И., Воронин В. И. Мониторинг очагов развития бактериальной водянки в темнохвойных лесах Южного Прибайкалья // Эпидемии болезней растений: мониторинг, прогноз, контроль: Материалы Междунар. конф. (Большие Вяземы, Московской области, 13–17 ноября 2017). 2017. Вып. 8. С. 191–195.

***LOPHODERMIIUM PICEAE* (FUCKEL) HÖHN. – НОВОЕ ЗАБОЛЕВАНИЕ ЕЛИ ШРЕНКА ДЛЯ КЫРГЫЗСТАНА**

Мосолова С. Н.¹, Габрид Н. В.², Водолазский А. Н.³

¹ Биолого-почвенный институт НАН КР, fungimos@mail.ru

² Институт леса им. П. А. Гана НАН КР, ngabrid@mail.ru

³ Институт леса им. П. А. Гана НАН КР

Из хвойных пород, естественно произрастающих в Кыргызстане, наиболее значительные по площади – это леса из ели Шренка, или ели тянь-шаньской (*Picea schrenkiana* Fisch. et May.). Более ценные массивы этой породы располагаются в Прииссыккулье (в ущельях по горным склонам Терской Ала-Тоо и Кунгей-Ала-Тоо), в пределах высотных отметок 1500–3000 м над ур. м. Здесь сосредоточено более половины запаса всех еловых лесов республики. По температурному режиму и степени увлажненности в поясе еловых лесов выделено три климатических подпояса: I – нижний, от 1500 (нижняя граница леса) до 2100–2200 м над ур. м., с недостаточным увлажнением и среднегодовой температурой 4,2–5,5 °С; II – средний, от высоты 2100 до 2400–2500 м над ур. м., с умеренным увлажнением и среднегодовой температурой 3,0–4,0 °С; III – верхний, от высоты 2400–2500 до 3000 м над ур. м., (верхняя граница леса): увлажнение достаточное, среднегодовая температура –2,1 –4,0 °С (Ган, 1957).

В восточной части Прииссыккулья в 1946 г. было создано опытное хозяйство, которое, после нескольких переименований, в настоящее время носит название – Аксуйское лесное опытное хозяйство им. В.П. Фатунова (далее АЛОХ). Здесь в естественных и искусственных насаждениях ели Шренка на протяжении длительного времени ведутся стационарные исследования по наиболее актуальным вопросам лесоведения, лесоводства, а также касающиеся лесной фитопатологии. В частности, проводилось изучение грибной биоты в различных биотопах еловых лесов. Здесь зарегистрированы *Thekopsora areolate* (Fr.) Magn. и *Chrysomixa pyrolae* (D.S.) Rostr., повреждающие шишки и уничтожающие до 50 % урожая семян. Из возбудителей, повреждающих хвою ели, повсеместно встречается *Lophodermium macrosporum* (Hart.) Rehm. и красная ржавчина *Chrysomyxa deformans* (Diet) Jacz. Полегание и гниль сеянцев вызывают представители родов *Fusarium*, *Alternaria*, *Rhizoctonia*, *Phytophthora* (Эдчибаев, 1959; Бильдер, 2001; Габрид, 2007; Мосолова, 2016).

Постоянный контроль-мониторинг в лесонасаждениях АЛОХ и соседнего Аксуйского лесничества позволил выявить в 2003–2005 гг. изменение цвета и усыхание хвои ели на 2–7-летних побегах. Зеленой хвоя оставалась только на побегах текущего года (рис. 1). Обследованиями еловых лесов на территории соседних лесхозов: Джеты-Огузского, Тюпского, Тонского, Каракольского и Аксуйского лесничества установлено наличие таких же признаков – изменение цвета и усыхание хвои.



Рис. 1. Трехлетний побег ели Шренка с пораженной хвоей грибом *Lophodermium piceae*

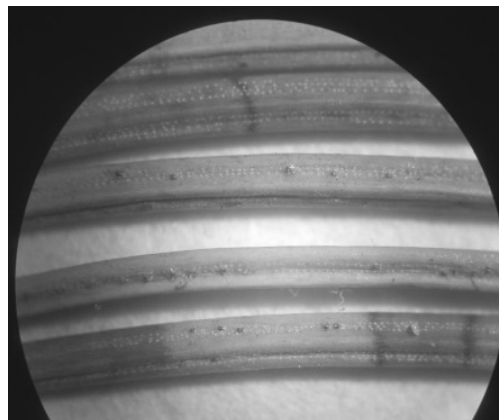


Рис. 2. Пикниды анаморфной стадии *Leptostroma abietis* на хвое ели Шренка

Лабораторный фитопатологический анализ позволил выявить возбудителя болезни — *Lophodermium piceae*.

Наблюдения за развитием гриба показало, что в конце лета (август) хвоя на побегах прошлых лет становится красновато-коричневой, но не опадает, а держится до следующей весны без спороношений. На некоторых пораженных коричневых, редко зеленых хвоинках появляются тонкие, более темного оттенка или темно-бурые до черных поперечные линии, как у хвои сосны, пораженной обыкновенным шютте (*Lophodermium macrosporum* Hart.). Каких либо спороношений не отмечено. Пораженная хвоя закладывалась во влажную камеру на 7–10 дней, но спороношения не образовались. Ближе к весне (февраль, март) в природных условиях развивается анаморфная стадия гриба *Leptostroma abietis* Darker. На пораженной хвое появляются пикниды в виде мелких темно-бурых точек 125–175 мкм (рис. 2), споры палочковидные, округлые на концах, $6 \times 1,5$ мкм. Апотеции формируются на опавших хвоинках.

Более сильное проявление указанных симптомов отмечено в лесу на еловом подросте, в искусственных посадках 18–20 лет и на 7–10-летних саженцах в школьном отделении питомника.

Низинное шютте ели имеет широкое распространение в мире. Зарегистрировано на северо-западе и в центральных штатах Северной Америки, в Канаде, где поражает различные виды ели, пихты, псевдотсуги и тиса, странах Западной Европы (Дания, Германия и Швеция) и Прибалтики. В Российской Федерации болезнь отмечена в хвойно-широколиственных лесах европейской части, Удмуртской республики, на Сахалине (Жуков и др., 2013), в Средней Сибири (Сенашова, 2013), в Украине — Львовская, Волынская и другие области (Шевченко, 1978).

В России раньше низинное шютте не имело широкого распространения и не оказывало влияния на состояние посевов ели, но в 2005–2006 гг. в некоторых питомниках Новгородской и Московской областей и Удмуртской республики заболевание вызвало усыхание 1–3-летних сеянцев ели с характерным покраснением хвои и выявлен возбудитель *L. piceae* (Соколова и др., 2008).

Наибольшее распространение низинного шютте ели в Восточном Приииссыккулье отмечено в среднем подпорье еловых лесов, иногда — в нижнем, ближе к границе среднего подпорья. Массовому развитию описываемого заболевания здесь, по всей вероятности, способствовало сочетание благоприятных экологических условий для развития гриба (температурный режим, относительная влажность воздуха и почвы).

Выводы. Все, выше перечисленное, позволяет сделать вывод о потенциальной опасности низинного шютте для подроста ели в насаждениях, крупномерного посадочного материала в питомниках, молодых лесных культур в Приииссыккулье и необходимости надзора за распространением болезни, а также оценки ее вредоносности.

Литература

Бильдер И. В. Микромитеты деревьев и кустарников еловых лесов Северного Кыргызстана // Микология и фитопатология. Т. 35. Вып. 4. 2001. С. 11–16.

Габрид Н. В. Вредные насекомые и болезни лесных пород Кыргызстана. Справочное пособие. Бишкек: Илим, 2007. 160 с.

Ган П. А. Опыт горного лесоразведения, интродукция и акклиматизация древесных и кустарниковых пород в поясе еловых лесов Прииссыккуля. Фрунзе: АН КирССР. 1957. 112 с.

Жуков А. М., Гниненко Ю. И., Жуков П. Д. Опасные малоизученные болезни хвойных пород в лесах России: изд. 2-е, исп. и доп. Пушкино. ВНИИЛМ, 2013. 128 с.

Мосолова С. Н. Микобиота и основные болезни ели Шренка // Известия НАН КР. № 3. Бишкек: Илим. 2016. С. 149–151.

Сенашова В. А. Болезни хвои, вызываемые фитопатогенными грибами, в Средней Сибири // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии, 2012. Вып. 200. С. 275–284.

Соколова Э. С., Гордиенко И. В., Титова В. В. Низинное шютте ели (*Lophodermium piceae* (Fukel) V.Hohn. [= *L. abietis* Rostr.]). Лесной вестник. № 1. 2008. С. 100–103.

Шевченко С. В. Лесная фитопатология. Львов: Вища школа. 1978. 319 с.

Эльчибаев А. А. К биологии и вредоносности красной ржавчины ели тянь-шаньской // Тр. Кирг. ЛОС. Вып. II. 1959. С. 241–248.

НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ О РАСПРОСТРАНЕНИИ РЕДКОГО ВИДА МАКРОМИЦЕТА *SPARASSIS CRISPA* (ИРКУТСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Музыка С. М.

Иркутский государственный аграрный университет имени А. А. Ежевского, ignitmuz@gmail.com

В настоящее время макромицетам уделяется все больше внимания в исследовании проблем сохранения биоразнообразия, накапливаются сведения об их биоценотической роли, распространении, эколого-биологических особенностях, принимаются меры по сохранению местообитаний охраняемых и редких видов, обсуждаются вопросы по выделению охраняемых участков при лесозаготовках и других видах лесопользования, при составлении проектной документации освоения лесов.

Целью данной работы является дополнение имеющейся в микологической литературе информации о распространении *Sparassis crispa*, описание нового местонахождения этого вида в Ангарском районе Иркутской области.

Ангарский район расположен в юго-западной, наиболее освоенной части Иркутской области. Особенностью лесов района является различие возрастной структуры насаждений. Более 80 % лесопокрываемой площади занимают насаждения молодых возрастных групп. Сосняки представлены всеми группами возрастов – от молодых до перестойных, причиной этому является вторичный характер многих сосновых лесов.

Sparassis crispa (Wulfen) Fr. – редкий вид макромицетов, который имеет преимущественно неморальное распространение, также отмечается в бореальной зоне. Произрастает в Европе и Северной Америке. Встречается в странах Прибалтики, на Украине, Кавказе. В России распространен в европейской части, на Урале, в Сибири, Хабаровском и Приморском краях, на Сахалине. В европейской части России отмечен в большинстве областей и краев. Образует крупные одиночные плодовые тела, развивающиеся в основании стволов и пней, а также на корнях хвойных пород деревьев, особенно сосны, пихты, кедра. Встречается в августе – сентябре. Считается индикатором спелых сосновых насаждений, испытывающих минимальную антропогенную нагрузку (Агеев, 2018; Красная..., 2013). Гриб обладает хорошими вкусовыми качествами, лекарственными свойствами и культивируется для получения пищевых биодобавок (Федосюк, 2015).

Несмотря на довольно обширный ареал, *Sparassis crispa* повсеместно редок, включен в Красные книги Республик Адыгея, Башкартостан, Карелия, Коми, Татарстан, Удмуртия, Алтайского, Краснодарского, Красноярского, Пермского, Приморского, Хабаровского краев, Астраханской, Воронежской, Калужской, Липецкой, Нижегородской, Новгородской, Новосибирской, Пензенской, Рязанской, Сахалинской, Саратовской, Тамбовской, Тюменской, Челябинской областей, Красную книгу Москвы и Московской области, а также охраняется на федеральном уровне. Факторы, лимитирующие распространение данного вида, в настоящее время полностью не выяснены. Находок *Sparassis crispa* в Иркутской области официально не зарегистрировано.

Новое местонахождение *Sparassis crispa* располагается в районе трассы Ангарск – Тальяны, на отвороте в поселок Ивановка, примерно на расстоянии 3 км от сворота, в районе населенного пункта Заимка Николаевка, «Падь Ветловка». На топографической карте место также обозначено

как Широкая Падь, которая находится недалеко от устья реки Тойсук, где он впадает в реку Китой. Первый экземпляр в виде четырех скученных подовых тел был найден в верхней части пади 29.09.17 начальником управления по государственному охотничьему надзору и контролю службы по охране и использованию животного мира Иркутской области Кузнецовым А. Г. (рис. 1). Второй карпофор был найден на расстоянии около 300 м восточнее от первого гриба, в нижней части пади 07.10.17 специалистом службы по охране и использованию животного мира Иркутской области Долецкой Н. С. (рис. 2). В качестве гербарного образца часть карпофора *Sparassis crispa*, изображенного на рис. 1, хранится в настоящее время на стенде в музее факультета охотоведения имени профессора В. Н. Скалона Иркутского государственного аграрного университета им. А. А. Ежевского.



Рис. 1. *Sparassis crispa* (фото Кузнецова А. Г., 29.09.2017)



Рис. 2. *Sparassis crispa* (фото Долецкой Н. С., 07.10.2017, N 52°21.519'; E 103°23.703')

Карпофоры *Sparassis crispa* найдены в средневозрастном смешанном лесу с покровом из разнотравья. В составе древостоя преобладает до 50 % сосна (по количеству деревьев), остальная доля примерно одинаково приходится на лиственницу, березу и осину. Оба гриба росли в основаниях горелых пней от старых буреломных сосен. Гриб, изображенный на рис. 1, был найден на вершине склона на расстоянии около 300 м западнее от гриба, изображенного на рис. 2. Данный участок леса характеризуется умеренным антропогенным воздействием.

Юридические лица и граждане, осуществляющие хозяйственную деятельность на территориях, где обнаружены виды, занесенные в Красные книги, несут ответственность за сохранение и воспроизводство этих объектов биоразнообразия в соответствии с действующим законодательством. В настоящее время в соответствии с концепцией устойчивого управления лесами и системой лесной сертификации Лесного попечительского совета (FSC) при аренде лесных участков пользователи должны проводить обследование территории на присутствие на их участках охраняемых видов. При оформлении права аренды лесных участков под разные виды пользования, как правило, специальных обследований по выявлению редких и охраняемых не проводится, выявление таких видов перекладывается на арендаторов, для которых эта работа не представляет особого интереса. В то же время действия лесопользователя, которые могут привести к гибели, сокращению численности или нарушению среды обитания охраняемых видов, не допускаются.

Накопление информации о местонахождении редких видов грибов, выявление ареалов и закономерностей их распространения, позволит правильно организовать охрану лесных участков, где они обнаружены. В более ранних публикациях нами приводились новые сведения о местах обитания и распространении других редких охраняемых видов в Иркутской области (Музыка, 2015). Многие редкие виды грибов, вероятно, являются индикаторами ценных природно-территориальных комплексов, обладающих повышенным уровнем биоразнообразия в целом. Например, в Шелеховском районе 17.09.2017 недалеко от садоводства «Колхозный строитель» по Олхинскому тракту в районе п. Большой Луг (правый берег руч. Мостки в районе впадения в него руч. Сырой Кук-Юрт) в комлевой части валежа осины, недалеко от строящейся ЛЭП, нами был в очередной раз найден редкий вид макромицетов гериций коралловидный (*Hericium coralloides*). Точка сбора N 52°05'49.3"; E 104°08'09.9" В данной местности преобладают спелые сосновые леса с умеренной степенью антропогенной трансформации (данная информация ранее не была опубликована).

В Красную книгу Иркутской области (2010) включено 25 видов макромицетов, выход следующего издания региональной Красной книги планируется в 2020 г. Исходя из вновь появляющихся данных о видовом составе и распространении макромицетов, обнаружении новых местобитаний редких видов необходима постоянная ревизия списков видов, подлежащих охране. Основной преградой для установления статуса грибов является чрезвычайно плохая их изученность в отношении видового состава на огромной территории. Непосредственное выявление редких видов макромицетов и мест их обитания представляет собой довольно трудоемкий и длительный процесс, поэтому подтвержденные сведения о новом местонахождении редких грибов должны системно накапливаться и обобщаться для принятия мер по охране лесных участков.

Хотелось бы надеяться, что выделение особо защитных участков леса в связи с нахождением там редких видов макромицетов в ближайшем будущем станет обязательным при лесоустройстве. Пока же охрана мест обитания редких и охраняемых видов является инициативой арендаторов, стремящихся к устойчивому пользованию лесом.

Литература

Агеев Д. В., Бульонкова Т. М. Спарассис курчавый (*Sparassis crispa*). Грибы Новосибирской области [Электронный ресурс] URL: <http://mycology.su/sparassis-crispa.html> (дата обращения: 08.03.2018).

Красная книга Томской области / Н. Н. Агафонова и др., отв. ред. А. М. Адам. Томск: Печатная мануфактура, 2013. 503 с.

Музыка С. М., Музыка В. А. О новых находках редких видов грибов в Иркутской области // Биоразнообразие и экология грибов и грибоподобных организмов северной Евразии: материалы Всерос. конф. с международ. участием. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2015. С. 166–168.

Федосюк Н. А., Кияшко А. А. Экофизиологические особенности редкого вида *Sparassis crispa* (Sparassidaceae, Basidiomycota) в условиях чистой культуры // Биоразнообразие и экология грибов и грибоподобных организмов северной Евразии: материалы Всерос. конф. с международ. участием. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2015. С. 265–266.

СПОСОБЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ МЕСТОРОЖДЕНИЙ СЪЕДОБНЫХ ГРИБОВ

Музыка С. М.

Иркутский государственный аграрный университет имени А. А. Ежевского, ignitmuz@gmail.com

Грибные угодья Сибири настолько обширны, настолько богаты, настолько хороши, что ничто не вызывает сомнения в целесообразности более широкого использования грибного изобилия наших лесов в питании населения. Методологически правильный принцип решения вопросов инвентаризации или учета грибных месторождений в границах определенного административно-территориального образования или лесничества весьма важен для производства и прямо отражается на практических результатах.

Целью нашей работы является определение основных этапов работы при выявлении месторождений съедобных грибов, где возможен их промышленный сбор для последующего потребления и реализации в свежем или переработанном виде.

Для определения грибных мест, выявления динамики их урожайности применяли три способа:

- а) камеральный анализ материалов лесоустройства;
- б) опросный метод с помощью специального анкетирования;
- в) полевое рекогносцировочное обследование лесных участков для визуального подтверждения или опровержения наличия площадей, отмеченных на карте во время изучения таксационных описаний или опроса населения (запланированные заранее маршруты выполняли во время начала массового появления грибов).

Условно грибным месторождением можно считать площадь земной поверхности, используемую для производства грибной продукции. Геоботанический подход, оценка грибных ресурсов на основе привязанности грибов к лесотаксационному выделу (или типу леса) еще не делает это выдел грибным угодьем. Бесспорно, что все живое зависит от растительности, а растительность зависит от почв, но эта зависимость весьма широка и в данном случае теряет свое значение. Никаких конкретных научных показателей по выходу грибной продукции с единицы площади, в зависимости от растительности в совокупности с физиологическим состоянием мицелия не имеется. Микотрофные связи грибов с деревьями не могут дать полных оснований считать с большой вероятностью, что данный лесотаксационный выдел является продуктивным по тому или иному виду съедобных грибов, в котором заинтересован сборщик или заготовитель. В лучшем случае можно обосновать лишь степень свойственности того или иного вида макромицетов той или иной растительной ассоциации. Одинаковые растительные ассоциации дают иногда совершенно разные качественный состав и биологическую продуктивность макромицетов. Исходя из науки и практики также известно, что не вся площадь лесного участка с однородными таксационными показателями может использоваться для сбора грибов, поэтому при заготовках грибов на таких участках приходится выявлять так называемую «активную площадь».

Имеется достаточно много работ по определению урожайности и ресурсов съедобных грибов (Васильков, 1968; Ильев, 1982; Козьяков, 1972; Курлович, 2003; Методика..., 1987; Оценка..., 2003; Петренко, 1975 и др.). Многолетние стационарные и маршрутные методы по своей трудоемкости не подходят для оперативной работы «службы урожая». К оценке грибных ресурсов для производственных целей необходимо подходить не с точки зрения пригодности таксационных показателей леса для вида макромицетов вообще, а от наличия возможности производства грибной продукции, количества этой продукции в конкретном месте, то есть с точки зрения нужд хозяйства, производящего эту продукцию, доступности для освоения. Основной единицей учета должен быть главный вид грибов, когда в результате учета получают площадные данные лесных угодий по отдельным видам грибов.

Грибные урочища нужно классифицировать по объектам сбора и в зависимости от общей производительности провести инвентаризацию обособленных грибных участков леса. Если мы знаем, что в том или ином лесничестве много сосновых боров, это ничего еще не скажет нам о том, какие там грибные места. Но если сказать, что там изобилие белых грибов, то это будет довольно конкретно с производственной точки зрения. Точно также не каждый сосновый лес является «рыжиковым», не каждый березняк – «груздевым». Поэтому в первую очередь, при составлении картосхем наиболее урожайных грибных площадей необходимо за первичную единицу учета ресурсов необходимо брать сам гриб и его биологическую продуктивность. Кроме подробной

выкопировки таксационных материалов, для картирования грибов крайне важно изучить фактическое тяготение грибников к грибным местам. Причем не обязательно использовать карты с квартальной сетью, вполне могут подойти топографические карты с высокой степенью детализации и наименованием урочищ. Первичные картосхемы можно раздать населению для доработки и после того, как все желающие отметят свои места сбора грибов, а затем, оценив степень достоверности информации, формировать чистовой вариант.

Чем большее число удастся расспросить местных жителей, тем лучше. Именно этим людям известно, откуда, из каких участков (урочищ), в каком размере поступала и может поступать продукция, какими могут быть условия массовых заготовок. Хорошо знающий места грибник-любитель прекрасно осведомлен, куда идти за белыми и маслятами, рыжиками и груздями или опятами. Нигде больше подобных сведений применительно к конкретной местности добыть невозможно. Без этой информации вряд ли возможно заготавливать грибы тоннами.

Опытному сборщику предстоящие возможности заготовки могут быть гораздо более точно известны с весны и даже за год до сезона по общим приметам. Со слов местных жителей при условии применения разного рода научных поправок, допусков и дополнений из статистики данных заготовок в предыдущие годы удастся, как будто, предположить, что грибов в наступающем сезоне, вероятно, будет «много», «мало» или «средне». С определенной долей вероятности урожаи грибов можно прогнозировать путем сличения многолетних данных заготовок и своевременно проведенной разведки урожая мобильной группой на активной площади угодий. Необходимо также ежегодно проводить предпромысловую разведку урожая грибов, когда их появление в буквальном смысле «караулят». Для организационных выводов более необходимы не разовые, отрывочные, хотя бы и точные, а среднемноголетние показатели. Учет и оценка грибных месторождений, как и все плановые расчеты должны вестись также и на перспективу с учетом возможного изменения элементов среды обитания вследствие антропогенных и природных факторов.

Помимо прочего при опросе населения необходимо выяснить:

- а) главные и второстепенные объекты сбора (список грибов имеющих и не имеющих производственного значения);
- б) доступность и трудоемкость угодий для освоения;
- в) активную площадь грибного урочища (отображается на карте);
- г) сроки сбора грибов;
- д) примерную продуктивность и степень использования;
- е) природную обстановку (растительность, рельеф и др.).

Разовые учеты маршрутным методом или на пробных площадях, как правило, могут дать лишь условные результаты и привести к недоразумению в производственном смысле, так как такой способ учета может дать данные о количественном состоянии ресурсов грибов только на момент учета и на определенном участке леса. В лучшем случае, сотая часть площади, охваченная учетами, вовсе не может основательно экстраполироваться на оставшиеся 99 % площади по принципу подобия.

Время проведения лесоустроительных работ часто не совпадает с периодом массового урожая грибов, да и полноценные консультации по этому вопросу с местным населением при лесоустройстве не проводятся. Данные по грибным ресурсам, полученные таким способом, часто бывают либо занижены, либо завышены, а местоположение грибных месторождений (в отличие от ягодников) и вовсе не отображается в материалах лесоустройства. Отрадно, что выдела с ягодниками, обозначенные в таксационных описаниях и сами данные по таксационным параметрам леса в большинстве случаев подтверждаются натурными обследованиями и совпадают со сведениями, предоставленными местными жителями. Это говорит о высоком качестве лесоустроительных работ, выполняемых Прибайкальским филиалом ФГБУ «Рослесинфорг», и возможности их использования при выявлении дикорастущих ресурсов по таксационным показателям леса. Тем не менее, абстрактные, беспредметные умозаключения с использованием одних лишь материалов лесоустройства при расчете и картировании грибных ресурсов, основанные более на предположениях, с их неизбежными поправками не могут дать ясной картины.

Хозяйственный метод инвентаризации грибных месторождений основанный собственно на данных, установленных практическим опытом прежнего времени был нами апробирован в Нижнеудинском районе Иркутской области, где основные места массовых заготовок грибов в принципе уже были определены в конце прошлого столетия при работе коопзверопромхозов и лесничеств.

Первоначально собирали любые сведения по ресурсам грибов. Консультации с местными жителями позволили установить участки, действительно важные с точки зрения промышленного освоения грибных ресурсов. Опрос и анкетирование проводили среди охотников, сотрудников участковых лесничеств, инспекторов службы по охране животного мира, на рынке при продаже местным населением свежих грибов.

В качестве примера, удалось достаточно быстро получить достаточно полную информацию о месторождениях белого гриба (боровика) и некоторых других грибов в административных границах. Наиболее продуктивным по белому грибу (*Boletus edulis*) оказалось Алзамайское участковое лесничество, как говорят именно здесь местные жители «белый гриб – наш второй хлеб, мы на нем живем». Высокие урожаи белого гриба вблизи Алзамая бывают почти ежегодно. Во время работы нам удалось выяснить, что за белым грибом в Алзамай приезжают даже из городов Красноярска, Иркутска, Братска, и всем хватает. Основные места сбора белых грибов, кроме окрестностей г. Алзамай, находятся в районе н.п. Замзор, Загорье, Алгашет, Косой Брод, урочищ Алзамайский Алон, Десятая, Косой Брод, бассейн реки Топорок до границы с Тайшетским районом. При хорошем урожае один человек в день может собрать около 100 кг отборных боровиков. Но все-таки большая часть урожая остается на корню невостребованной. На федеральной трассе (Московский тракт) белый гриб покупают придорожные кафе, однако объем закупки весьма ограничен. Местные жители приспособились реализовывать дикорастущую продукцию самостоятельно. Не доезжая до г. Нижнеудинска, в районе пос. Камышет вдоль федеральной трассы с обеих сторон каждую осень образуется целая вереница автолавок, предлагающих дары леса, в том числе свежие, маринованные, соленые и сушеные грибы. Сосновые боры с высокой урожайностью белого гриба произрастают на почвах с высоким содержанием формовочного кварцевого песка повышенного качества, и местных жителей беспокоит постоянная разработка карьеров по добыче этого песка с отгрузкой на станции Алзамай.

В границах Нижнеудинского района всего четыре участковых лесничества. Костинское лесничество не отличается высокими урожаями белых грибов, имеются небольшие участки вдоль реки Уда в районах н.п. Черемшанка, Широково, Октябрьский, Заречье, Боровинок, Костино, где боровик может заготавливаться попутно при сборе других грибов. Нижнеудинское лесничество также богато грибами, но белый гриб здесь также будет являться второстепенным объектом сбора после маслят, рыжиков и груздей. Основными местами заготовки белого гриба являются урочища вдоль автомобильной дороги от пос. Шеберта до пос. Катарбей и окрестности пос. Худоеланское. В Тофаларском лесничестве (горная часть района) белые грибы вообще не выявлены, по крайней мере, нет информации об их распространении. Эти места не используются местным населением для сбора грибов в связи с удаленностью и труднодоступностью.

Процедура выявления и выделения мест массового произрастания грибов, инвентаризации таких территорий и определения режимов их использования важна не только в смысле организации производства грибной продукции. Не обязательно вырубать лес, чтобы получать с него доход. Местное население обычно всегда просит лесозаготовителей сохранять грибные места, и это имеет эффект. Разработаны подробные методики выделения специальных участков для заготовки пищевых ресурсов леса. Как правило, такие участки традиционно используются населением для сбора дикорастущих, в том числе грибов (Яницкая, 2008; Ильина, 2014). Основными методами сбора информации о лесах высокой природоохранной ценности социального значения также являются консультации с местным населением. Режим охраны месторождений дикорастущих должен быть таким, чтобы в результате лесопользования продуктивность этих ресурсов не снижалась. Как минимум, не допускается прямое уничтожение пищевых растений и грибов в результате рубок или строительства лесной инфраструктуры.

Литература

- Васильков Б. П. Методы учета съедобных грибов в лесах СССР. Л.: Наука, 1968. 67 с.
- Ильев Л. И. Учет, оценка и проектирование использования недревесных лесных ресурсов при лесоустройстве / Л.И. Ильев, Ф.Ф. Бурак // Лесное хозяйство. 1982. № 7. С. 39–40.
- Ильина О. В., Карпачевский М. Л., Кобыков К. Н. и др. Методические рекомендации по выделению лесов, имеющих важное социальное и культурное значение. Москва: «Полиграф Медиа Групп». 127 с.
- Козьяков С. Н. К вопросу картирования запасов ягод и грибов // Растительные ресурсы. 1972. Т. 8. Вып. 1. С. 132–139.

Курлович Л. Е., Николаев Г. В., Черкасов А. Ф., Косицын В. Н. Руководство по учету и оценке второстепенных лесных ресурсов и продуктов побочного пользования. М.: ВНИИЛМ, 2003. 315 с.

Методика выявления дикорастущих сырьевых ресурсов при лесоустройстве. М.: ЦБНТИ Гослесхоза СССР, 1987. 52 с.

Оценка недревесных растительных ресурсов при аренде участков лесного фонда / В. Н. Косицын, Т. В. Лубова, А. Ф. Черкасов и др. // Лесное хозяйство. 1999. № 1. С. 33–34.

Петренко И. А., Шишкина О. Э. Рекомендации по учету урожайности съедобных грибов в Средней Сибири. Красноярск: ИЛИД, 1975. 13 с.

Яницкая Т. Практическое руководство по выделению лесов высокой природоохранной ценности в России / Всемирный фонд природы (WWF). М.: 2008. 136 с.

ЛИХЕНОБИОТА СЕРЕБРЯНОБОРСКОГО ОПЫТНОГО ЛЕСНИЧЕСТВА (МОСКОВСКИЙ РЕГИОН)

Мучник Е. Э.

Институт лесоведения РАН

Серебряноборское опытное лесничество (далее СОЛ) Института лесоведения РАН расположено к западу от Москвы (часть кварталов находится внутри московской кольцевой автодороги, таким образом, относится к территории города). Леса на этой территории в середине XIX в. находились в распоряжении Дворцового ведомства, с чем, вероятно, связана их хорошая сохранность к 40-м годам прошлого века, когда опытное лесничество было организовано и передано Институту леса под руководством академика В.Н. Сукачева (Серебряноборское..., 2010).

Территория лесничества включает две различные геоморфологические части: мягковолнистую равнину, перекрытую наносами ледникового происхождения, и долину р. Москва с тремя надпойменными террасами, сложенными древнеаллювиальными наносами. Почвы дерново-подзолистые, в равнинной части суглинистые, а на пойменных террасах песчаные и супесчаные. Климат умеренно континентальный, средние температуры воздуха в январе колеблются в пределах – 4–17 °С, в июле – +17–19 °С, среднегодовое количество осадков – 545 мм. Лесничество находится в пределах подзоны хвойно-широколиственных лесов и, предположительно, коренными лесами в равнинной части были елово-широколиственные, в настоящее время сменившиеся в результате многовековой хозяйственной деятельности производными (сосновыми, березовыми, дубовыми, липовыми и др.). На речных террасах господствуют вековые сосновые леса (Серебряноборское..., 2010).

К настоящему времени площадь лесничества составляет 2268 га, 54,3 % из которых составляют сосняки, 22, 6 % заняты березняками, 8,1 % – низкоствольными дубняками, еще меньшие площади – осинниками, липняками и ольшаниками. В 2017 г. значительная часть территории лесничества (1454,88 га) получила статус Государственного природного заказника областного значения «Леса Серебряноборского лесничества» (Постановление..., 2017).

Первое упоминание о лишайниках лесничества можно найти в работе Л. Н. Соболева (1947), где автор упоминает в квартале 25 у с. Раздоры лишайниковый бор с напочвенными видами «клядония оленья, клядония лесная и цетрария исландская». Позднее, в 60-х годах прошлого века, С. А. Никитин при обследовании и описании типов леса Серебряноборского опытного лесничества характеризует этот же участок уже как производный от сосняка брусничного с бруснично-овсяницевым покровом, среди которого небольшими латками встречались лишайники (Никитин, 1961). В той же статье автор отмечает участок сосняка вересково-лишайникового в квартале 17, где в выемке железнодорожного полотна происходит возобновление сосны с включением березы. Список приведенных для лесничества С. А. Никитиным лишайников (как напочвенных, так и эпифитных) включал 9 видов: *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot., *C. gracilis* (L.) Willd., *C. rangiferina* (L.) Web., *Evernia prunastri* (L.) Ach., *Parmelia sulcata* Tayl., а также включенный явно ошибочно *Parmelia stricta* L. – вид, описанный не К. Линнеем, а В. Lynge (1928) с Новой Земли и отсутствующий в современном чеклисте лишайнофлоры России (2010). Номенклатура здесь и далее соответствует регулярно обновляемой сводке A. Nordin et al. (2011).

В конце 80-х – начале 90-х гг. XX в., а также повторно в 2006 г. в части лесничества, находящейся в пределах г. Москвы, лишайнологические исследования проводились Л. Г. Бязровым, который выявил на обследованной территории 37 видов лишайников, выявленных на деревьях (в основном), почве и бетоне (Бязров, 2009).

Таксономический состав лишенобиоты Серебряноборского опытного лесничества

Семейство	Число родов/видов	Род	Число видов
1	2	3	4
Arthoniaceae	1/5	<i>Arthonia</i>	5
Arthopyreniaceae	1/1	+ <i>Mycocomrothelia</i> *	1
Caliciaceae	2/2	<i>Amandinea</i> <i>Buellia</i>	1 1
Candelariaceae	1/3	<i>Candelariella</i>	3
Catillariaceae	1/1	<i>Catillaria</i>	1
Cladoniaceae	1/16	<i>Cladonia</i>	16
Coenogoniaceae	1/1	<i>Coenogonium</i>	1
Coniocybaceae	1/4	<i>Chaenotheca</i>	4
Fuscideaceae	1/1	<i>Fuscidea</i>	1
Graphidaceae	1/1	<i>Graphis</i>	1
Lecanoraceae	3/7	<i>Lecanora</i> <i>Lecidella</i> <i>Myriolecis</i>	5 1 1
Lecideaceae	1/2	<i>Lecidea</i> <i>Mycobilimbia</i>	1 1
Mycocaliciaceae	2/2	+ <i>Mycocalicium</i> + <i>Stenocybe</i>	1 1
Naetrocymbaceae	1/1	+ <i>Leptorhaphis</i>	1
Ophioparmaceae	1/1	<i>Hypocenomyce</i>	1
Parmeliaceae	8/13	<i>Cetraria</i> <i>Evernia</i> <i>Hypogymnia</i> <i>Melanelixia</i> <i>Melanohalea</i> <i>Parmelia</i> <i>Parmeliopsis</i> <i>Vulpicida</i>	2 2 2 2 2 1 1 1
Peltigeraceae	1/2	<i>Peltigera</i>	2
Phlyctidaceae	1/1	<i>Phlyctis</i>	1
Physciaceae	4/8	<i>Phaeophyscia</i> <i>Physcia</i> <i>Physconia</i> <i>Rinodina</i>	2 4 1 1
Pilocarpaceae	2/2	<i>Fellhaneropsis</i> <i>Micarea</i>	1 1
Ramalinaceae	3/7	<i>Bacidina</i> <i>Lecania</i> <i>Ramalina</i>	2 4 1
Roccellaceae	1/1	<i>Pseudoschismatomma</i>	1
Ropalosporaceae	1/1	<i>Ropalospora</i>	1
Scoliosporaceae	1/2	<i>Scoliosporum</i>	2
Stereocaulaceae	1/4	<i>Lepraria</i>	1
Stictidaceae	1/1	<i>Absconditella</i>	4
Teloschistaceae	6/7	<i>Athallia</i> <i>Calogaya</i> <i>Caloplaca</i> <i>Gyalolechia</i> <i>Polycauliona</i> <i>Xanthoria</i>	1 1 2 1 1 1
Trapeliaceae	3/5	<i>Placynthiella</i> + <i>Sarea</i> <i>Trapeliopsis</i>	2 1 2
Genera incertae sedis	1/1	<i>Strangospora</i>	1
Итого: 29	54/104	54	104

* Примечание: «+» помечены близкие к лишайникам сапротрофные грибы.

Наши исследования в СОЛ проводились в 2010, 2012, 2015 и 2016 гг., результаты, частично, опубликованы (Мучник, 2016, 2017). В 2017 г. обследован тесно примыкающий к лесничеству участок леса в поселке Барвиха, выявленные в итоге этой работы виды включены в общий список. Сбор и камеральная обработка материалов осуществлялись с применением общепринятых лишенологических методов, идентификация проведена в институте лесоведения

РАН, проверка правильности определений отдельных видов – в Лаборатории лихенологии и бриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (г. Санкт-Петербург). Определенные образцы (367) планируется передать в гербарий MW.

В результате анализа литературных данных и материалов наших исследований список лишенобиоты СОЛ включает 99 видов лишайников и 5 видов сапротрофных грибов (традиционно анализируемых в лихенологических списках) из 54 родов, 29 семейств (род *Strangospora* с неясным положением в подотделе *Pezizomycotyna* принят в подсчете за отдельное семейство) (табл.). Объем и систематическое положение семейств приняты согласно R. Laking et al. (2016).

Заметим, что 16 видов известны в настоящее время только по литературным данным, причем, почти треть из них (5 видов) – упоминаемые в литературе разных лет эпигиды лишайниковых сосняков, поскольку в настоящее время этот тип леса в лесничестве отсутствует. В целом, для территории характерна общая тенденция неморализации, постепенного распада сосновых лесов древостоев с динамикой в сторону лиственных лесов, вероятно, с преобладанием липы (Серебряноборское..., 2010). На почве (в основном, со мхами) нами выявлены только 3 вида лишайников, в то время, как 83 вида отмечены на корке живых деревьев и кустарников, 23 вида заселяют древесину валежа и пней различной степени разложения, 4 вида – искусственный субстрат (бетон) и 1 вид обитает на старых натеках сосновой смолы.

Современное распределение разнообразия лишенобиоты по типам леса выглядит следующим образом: в сосновых лесах с небольшим участием березы, рябины, изредка лещины в подлеске собраны 60 видов лишайников и близких к ним грибов; в сосновых лесах с большим участием дуба и липы отмечены 35 видов, а на участках широколиственных лесов (большой частью, липовых) – 34 вида. Осинники и ольшаники из-за слабой представленности в изученном массиве, вероятно, плохо изучены, пока в них выявлены, соответственно, 7 и 4 вида.

К наиболее распространенным видам лишайников в Серебряноборском лесничестве относятся *Catillaria nigroclavata* (Nyl.) Schuler, *Chaenotheca ferruginea* (Turner ex Sm.) Mig., *Cladonia coniocraea* (Flörke) Spreng., *C. fimbriata* (L.) Fr., *Hypocenomyce scalaris* (Ach. ex Lilj.) P. James et G. Schneider, *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Lecania fuscella* (Schaer.) A. Massal., *Lecanora symmicta* (Ach.) Ach., *Lepraria elobata* Tønsberg, *L. incana* (L.) Ach., *Parmelia sulcata* Taylor, *Phaeophyscia nigricans* (Flörke) Moberg, *Ph. orbicularis* (Neck.) Moberg, *Physcia adscendens* H. Olivier, *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr.

В лесничестве отмечены единичные находки *Hypogymnia tubulosa* (Schaer.) Hav. (Бязров, 2009) и *Ramalina farinacea* (L.) Ach., включенных в Красную книгу Московской области (2008). Из интересных находок следует упомянуть *Phaeophyscia orbicularis* var. *hueiana* (Harm.) Clauzade et Roux – довольно редко встречающаяся разновидность, содержащая в соралиях и сердцевине подсоралиями скирин (Урбанавичюс, 2008).

Благодарности. Искренняя признательность профессору Т. Аhti (Университет г. Хельсинки, Финляндия), к.б.н. Л. А. Конорева, к.б.н. С. В. Чеснокову, Ю. В. Герасимовой (БИН РАН, г. Санкт-Петербург) и к.б.н. А. Г. Паукову (Уральский федеральный университет им. Б. Н. Ельцина, г. Екатеринбург) за помощь в определении некоторых сложных таксонов. Благодарность сотрудникам лаборатории лихенологии и бриологии БИН РАН за возможность работы в Гербарии LE.

Литература

- Бязров Л. Г. Эпифитные лишайники г. Москвы: современная динамика видового разнообразия. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 146 с.
- Красная книга Московской области / Т. И. Варлыгина, В. А. Зубакин, Н. А. Соболев. 2-е изд. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008.
- Мучник Е. Э. Дополнения к лишенобиоте Московского региона // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2016. № 8 (161). С. 52–57.
- Мучник Е. Э. Лихенобиота как индикатор состояния дубравных сообществ в Московском регионе // ПЭММЭ. Т. XXVIII, № 6, 2017. С. 5–23. DOI: 10.21513/0207-2564-2017-6-5-23.
- Никитин С. А. Типы леса Серебряноборского опытного лесничества // Стационарные биогеоценотические исследования в Серебряноборском опытном лесничестве: Тр. Лаборатории лесоведения АН СССР. Т. 2. Вып. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 11–176.

Постановление Правительства Московской области от 08.02.2017 г. № 86/5 Об организации Государственного природного заказника областного значения «Леса Серебряноборского лесничества». Режим доступа: <http://mosreg.ru/dokumenty/normotvorchestvo/prinyato-pravitelstvom/09-02-2017-15-12-31-postanovlenie-pravitelstva-moskovskoy-oblasti-ot-0> (дата обращения 20.03.2018).

Серебряноборское опытное лесничество: 65 лет лесного мониторинга / Л. П. Рысин, Т. И. Алексахина, А. В. Быков, А. В. Колесников, А. Б. Лысков и др. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2010. 260 с.

Соболев Л. Н. Растительность // Природа города Москвы и Подмосковья. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1947. С. 174–28.

Список лишенофлоры России / Сост. Г. П. Урбанавичюс, отв. ред. М. П. Андреев. СПб.: Наука, 2010. 194 с.

Урбанавичюс Г. П. *Phaeophyscia* // Определитель лишайников России. Вып. 10. Agyriaceae, Anamylopsoraceae, Aphanopsidaceae, Arthrorhaphidaceae, Brigantiaeaceae, Chrysotrichaceae, Clavariaceae, Gomphillaceae, Gypsoplacaceae, Lecanoraceae, Lecideaceae, Mycoblastaceae, Phlyctidaceae, Physciaceae, Pilocarpaceae, Psoraceae, Ramalinaceae, Stereocaulaceae, Vezdaceae, Tricholomataceae. СПб.: Наука, 2008. С. 222–253.

Lyngé B. Lichens from Novaya Zemlya (excl. *Acarospora* and *Lecanora*). Report of the Scientific Results of the Norwegian Expedition to Novaya Zemlya 1921. 1928. No. 43: 1-299.

Lücking R., Hodkinson B. P., Leavitt S. D. The 2016 classification of lichenized fungi in the Ascomycota and Basidiomycota. Approaching one thousand genera // The Bryologist. 2016. V. 119. P. 361–416.

Nordin A., Moberg R., Tønsberg T., Vitikainen O., Dalsätt Å., Myrdal M., Snitting D., Ekman S. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-forming and Lichenicolous Fungi. Version 29. April 2011. Electronic data. The mode of access: <http://130.238.83.220/santesson/home.php> (accessed: 20.02.2018).

ФИТОПАТОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ НЕКОТОРЫХ ОВОЩНЫХ КУЛЬТУР В РЕСПУБЛИКЕ АРМЕНИЯ

Нанагюлян С. Г., Шахазизян И. В., Элоян И. М., Погосян А. В., Тангамян Н. З.

Ереванский государственный университет, botmyc@ysu.am

PHYTOPATHOLOGICAL CONDITION OF SOME VEGETABLE CULTURES IN THE REPUBLIC OF ARMENIA

Nanagulyan S. G., Shahazizyan I. V., Eloyan I. M., Poghosyan A. V., Tangamyan N. Z.

The species composition of the most common pathogens of the following vegetables in different regions of Armenia is established. As a result of mycological analysis of 10 feeding plants, 35 species of pathogenic fungi belonging to 21 genera, 13 families, 11 orders, 7 classes, which are included into 3 divisions, were identified. It should be noted that from the detected pathogens 6 species belong to the fungi-like organisms.

Возбудители болезней растений наносят огромный вред сельскохозяйственным культурам. Среди них подавляющее количество видов относится к фитопатогенным грибам (более 80 %). Потери урожая возделываемых культур от грибных болезней, в зависимости от агроэкоресурсов, в различные годы варьируют от 5 до 30 %, а в эпифитотийные – до 50 % и более (Сокирко и др., 2014). В настоящее время насчитывается огромное количество грибных заболеваний, поражающих овощную продукцию и остро встает вопрос сохранения качества овощей в процессе вегетации, сбора, транспортировки и хранения.

В данной статье представлены сведения о болезнях овощей, вызываемых фитопатогенными грибами, рассмотрены способы их возникновения и факторы, влияющие на интенсификацию развития болезней.

Объектом микологических исследований были пораженные образцы 10 овоще-бахчевых культур в период вегетации и хранения. Материалом для исследований служили инфицированные листья, стебли, плоды, корнеплоды. При обследовании пораженные образцы в лабораторных условиях помещались во влажные камеры или высевались на агаризованные среды, затем проводилось микроскопирование с целью идентификации видового состава патогенов. Выделение микромицетов осуществляли в три этапа: микроскопирование пораженных образцов; помещение пораженных органов растений во влажную камеру на 2-3 суток и повторное микроскопирование; выделение грибов на искусственную питательную среду и идентификация патогенов (Поликсенова и др., 2004).

В результате проведенных исследований в условиях Армении установлен видовой состав наиболее распространенных возбудителей болезней следующих овоще-бахчевых культур: капуста, баклажан, огурец, морковь, свекла, лук, чеснок, томат, картофель, перец. В результате микологических анализов на 10 питающих растениях выявлено 35 видов патогенных грибов, относящихся к 21 роду, 13 семействам, 11 порядкам, 7 подклассам, 7 классам, 5 подотделам, объединенных в 3 отдела. Следует отметить, что из выявленных патогенов 6 видов относятся к грибоподобным организмам. Базовые положения систематики и названия таксонов сверялись в соответствии с электронной базой данных Index Fungorum (www.indexfungorum.org), отражающей современную классификацию видов.

На пораженных листьях **капусты** нами выявлены черная пятнистость или альтернариоз (*Alternaria brassicae*) и ложная мучнистая роса (*Peronospora brassicae*). Альтернариоз может проявляться на рассаде и взрослых растениях. При поражении рассады на семядолях появляются черные некротические полосы и начинается увядание. У взрослых растений на нижних кроющих листьях образуются темные зональные пятна, покрытые сажистым налетом спороношения. Инфекция черной пятнистости или альтернариоза сохраняется на растительных остатках, в почве и может распространяться зараженными семенами, что часто объясняет поражение и гибель рассады. При ложной мучнистой росе или пероноспорозе на листьях появляются желто-коричневые пятна неправильной формы, с нижней стороны которых образуется серый налет спороношения. Известно, что, при болезни может поражаться и сосудистая система, из-за чего растения приостанавливаются в росте. Инфекция может сохраняться в почве, на растительных остатках, а также в семенах, собранных с больных растений.

К выявленным нами болезням **баклажана** относятся фитофтороз (*Phytophthora infestans*) и серая гниль (*Botrytis cinerea*). При фитофторозе на стеблях и черешках баклажана появляются часто сливающиеся удлиненные пятна темно-бурого цвета. На листьях и плодах они крупные, разной формы, расплывчатые, буро-коричневые. Основным источником фитофтороза – пораженные растительные остатки, в которых сохраняются ооспоры гриба. Серая гниль баклажана встречается при повышенной влажности воздуха и перепадах суточных температур. Болезнь поражает листья, стебли растений, источником инфекции являются растительные остатки в почве, где гриб перезимовывает.

Во влажную и прохладную погоду большое беспокойство вызывают грибные болезни **огурцов**: настоящая и ложная мучнистая роса, белая гниль, антракноз, аскохитоз и бурая пятнистость. Мучнистая роса огурца (*Erysiphe cichoracearum*) поражает в основном листья и черешки. Растение слабо плодоносит и быстро погибает. Инфекция сохраняется в почве и на растительных остатках. Белая гниль (*Sclerotinia libertiana*) развивается на всех частях растения. В начале лета молодые растения погибают от поражения корневой системы и стеблей. Инфекция также сохраняется в почве и на растительных остатках. Ложная мучнистая роса огурца (*Pseudoperonospora cubensis*) проявляется с половины лета и способна в короткие сроки полностью погубить растения как в теплицах, так и в открытом грунте. Инфекция может сохраняться в пораженных семенах и на остатках больных листьев. При антракнозе (*Colletotrichum lagenarium*) по краю листьев появляются округлые желто-бурые пятна, которые покрываются розовым налетом. Инфекция сохраняется в почве, на зараженных семенах и на растительных остатках.

Неправильный уход и несоблюдение правил севооборота может привести к развитию различных грибных болезней **моркови**, в частности, черная гниль (*Stemphylium radicum*, *Alternaria alternata*). На посевах первого года поражаются единичные листья моркови, которые желтеют и отмирают. В период хранения на пораженном корнеплоде появляются сухие, темные, слегка вдавленные пятна с серо-зеленоватым налетом гриба. Белая гниль или склеротиниоз (*Sclerotinia sclerotiorum*) причиняет большой ущерб моркови при хранении. Корнеплоды размягчаются и ослизняются без изменения окраски пораженной ткани. На корнеплодах появляется рыхлый белый пушок – гриbnица, которая разрастается, уплотняется, свертываясь в чернеющие твердые склеротии гриба. Бурая пятнистость листьев моркови (*Alternaria radicina*), развивается в дождливое прохладное лето. На пораженных листьях и черешках образуются коричневые пятна, окруженные желтым ореолом. Затем распространяются на всю листовую пластинку, листья буреют, скручиваются и засыхают. Инфекция сохраняется на растительных остатках и семенах моркови. При ризоктониозе или войлочной болезни (*Rhizoctonia violacea*) на корнеплодах появляются подкожные сероватые пятна с буро-фиолетовым мицелием, на котором образуются мелкие склеротии гриба. Корнеплод в период хранения загнивает.

К болезням **свеклы** относятся ложная мучнистая роса (*Peronospora schachtii*), фомоз (*Phoma betae*) и церкоспороз (*Cercospora beticola*). Пероноспороз проявляется на молодых листьях и верхушках цветonoсных побегов. Листья бледнеют, скручиваются, утолщаются, становятся хрупкими, на нижней стороне листьев образуется серовато-фиолетовый налет. Заболевание сильнее развивается во влажную и прохладную погоду. Фомоз свеклы поражает все надземные части растений и корнеплоды. На листьях и стеблях свеклы появляются светло-бурые пятна, округлые, концентрические, с черными пикнидами гриба. В период хранения пораженные внутренние части корнеплода приобретают интенсивно черную окраску. Источником инфекции являются семена, послеурожайные остатки и больные корнеплоды. При церкоспорозе на пораженных листьях появляются многочисленные мелкие, округлые, светлые пятна с бурой каймой. При сильном поражении листья чернеют и отмирают. Источниками инфекции являются растительные остатки и сорняки.

Нами были обнаружены следующие болезни **лука и чеснока** – ложная мучнистая роса или пероноспороз (*Peronospora schleidenii*), головня лука (*Urocystis cepulae*), белая гниль чеснока (*Sclerotinia labertiana*) и фузариоз или гниль донца (*Fusarium oxysporum* f. sp. *cepae*). Ложная мучнистая роса поражает лук в период вегетации. На пораженных листьях появляются зеленоватые расплывчатые пятна, которые постепенно увеличиваются в размерах, и на них образуется серовато-фиолетовый налет. Инфекция проникает внутрь луковиц и может сохраняться всю зиму. Известно, что головня лука поражает всходы посевов первого года. На листьях появляются узкие, продольные, сероватые полосы со вздутым эпидермисом, который разрывается, и из трещин выступает масса черных спор гриба. Источник инфекции – зараженная почва. Белая гниль чеснока поражает растения в период вегетации и хранения. У молодых растений листья желтеют и отмирают. Источник инфекции – почва и зараженные луковицы. Первые признаки фузариоза – быстрое отмирание листьев в период созревания луковиц. У пораженного растения большинство корней гнивают, в области донца появляется сильно разросшаяся грибница, луковицы становятся мягкими. При хранении болезнь быстро прогрессирует при повышенной температуре и влажности. Источником инфекции являются почва и зараженные луковицы.

Возбудитель белой пятнистости **томата** – гриб *Septoria lycopersici*. Повреждения чаще появляются на листьях, которые находятся возле почвы. На них развиваются округлые водянистые серые или грязно-белые пятна, с бурой каймой, вначале мелкие, потом сливающиеся, резко ограниченные, с многочисленными темными пикнидами, в виде точек с верхней и нижней стороны листьев. Пораженные листья сначала буреют, потом скручиваются и засыхают. Возбудителем кладоспориоза или бурой пятнистости является гриб *Cladosporium fulvum*. Заражение происходит при попадании на растение конидий гриба. На здоровые растения конидии могут попасть из воздуха, воды, с рабочих инструментов. Опасность такого способа заражения заключается в том, что конидии могут сохранять жизнеспособность без растения-хозяина. Они прекрасно зимуют на растительных остатках, в почве, на конструкциях теплиц. Главным фактором быстрого роста является высокая влажность воздуха. На верхней стороне листьев становятся заметными различной формы желтоватые пятна. На обратной стороне листа хорошо заметен светлый налет, который постепенно темнеет и буреет.

Фитофтороз **картофеля** (*Phytophthora infestans*) – одно из самых вредоносных болезней, первые симптомы которых появляются на нижних листьях в период цветения. На них образуются пятна бурого цвета, которые быстро увеличиваются в размерах. В условиях влажной погоды на нижней стороне листа на границе здоровых и пораженных тканей формируется налет белого цвета. На поверхности клубней появляются темно-серые, твердые, вдавленные пятна. На разрезе клубня наблюдаются ржавого цвета некрозы. Главная характеристика, по которой распознается черная парша или ризоктониоз картофеля (*Rhizoctonia solani*) – склероции на поверхности клубней, которые являются зимующей частью мицелия вредоносного гриба. Споры фузариоза или сухой гнили картофеля (*Fusarium solani*) могут сохранять жизнеспособность в почве в течение нескольких лет. Для макроспориоза картофеля (*Macrosporium solani*) характерно появление мелких, угловато-округлых пятен, которые со временем темнеют и приобретают коричневатую-черную окраску. На верхней стороне листа в местах расположения пятен хорошо видны концентрические круги. При сильном поражении листья засыхают и легко ломаются. В отличие от макроспориоза при альтернариозе (*Alternaria solani*) концентрические зоны отсутствуют, а на пятнах образуется

хорошо заметное обильное спороношение. Настоящая мучнистая роса картофеля (*Erysiphe cichoracearum*) появляется на листьях, черешках и стеблях во второй половине вегетации. На нижней стороне листьев появляются сначала буроватые, в основном округлые пятна, которые сливаются и покрывают всю поверхность листьев.

Альтернариоз перца (*Alternaria solani*) может развиваться в период сухой погоды на растениях, выращиваемых как в открытом грунте, так и в теплицах. Вначале на листьях появляются темно-бурые пятна, позже на плодах образуются водянистые пятна, покрывающиеся после дождя налетом темного цвета. Антракноз перца (*Colletotrichum capsici*) считается одним из наиболее опасных болезней, поражающих все части растения от начала вегетации до периода созревания, а также в период транспортировки и хранения.

На листьях и стеблях появляются некротичные пятна, которые препятствуют процессу передвижения питательных веществ, что приводит к гибели растения. При фузариозном увядании перца (*Fusarium sp.*) патоген проникает в проводящие пучки, поражается корневая система, грибница вызывает некроз и увядание растения. Симптомы фузариоза сначала проявляются в виде незначительного пожелтения и увядания верхних листьев, по мере прогрессирования болезни листья приобретают окраску от бледно-зеленоватой до коричневой. Инфекция сохраняется в почве и на растительных остатках.

Таким образом, результаты микологических исследований ряда овоще-бахчевых культур показали, что выявленные фитопатогенные грибы, относятся к грибоподобным организмам (6 видов) и к настоящим грибам (27 видов). Вызываемые ими болезни приводят к существенным экономическим потерям, а исследования видового состава возбудителей овощных культур необходимы для разработки комплексных мероприятий, с целью защиты от грибных болезней.

Литература

Поликсенова В. Д., Храмцов А. К., Пискун С. Г. Микология. Методы экспериментального изучения микроскопических грибов. Мн.: БГУ, 2004. 36 с.

Сокирко В. П., Горьковенко В. С., Зазимко М. И. Фитопатогенные грибы (морфология и систематика). Краснодар: КубГАУ, 2014. 178 с.

<http://www.indexfungorum.org/names/NamesRecord.asp?RecordID=9358>

ОСНОВНЫЕ ГРИБНЫЕ БОЛЕЗНИ ДИКОРАСТУЩИХ ПЛОДОВО-ЯГОДНЫХ РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА ROSACEAE В ЛЕСАХ РЕСПУБЛИКИ АРМЕНИЯ

Осипян Л. Л., Согоян Е. Ю.

Ереванский государственный университет, yegasoghoyan@ysu.am

Биологическое разнообразие растительного мира в Республике Армения (РА) чрезвычайно велико. Обусловлено это тем, что территория республики находится на стыке двух флористических провинций: Кавказской и Армено-Иранской. Кроме того для этой территории характерен процесс видообразования, чему способствует высокая сейсмичность, изрезанность рельефа, большие высотные и климатические перепады.

До 1990 года территория РА занятая лесом составляла 13 %. Однако, начиная с 90-х годов прошлого столетия, в связи с энергетическим и экономическим кризисом, она уменьшилась на два и более процента. Больше всего лесов на северо-востоке, несколько меньше на юго-востоке, а на центральные районы приходится менее 2 % в основном в виде редколесья. В лесах Армении произрастает около 300 видов древесно-кустарниковых растений. Основные лесообразующие породы – широколиственные деревья, которые занимают 81 % площади лесов, сосна занимает 8 % (Biodiversity of Armenia, 2014). Леса Армении богаты полезными растениями, имеющими значение в различных сферах деятельности человека. Среди них важное социально-экономическое значение имеют, особенно в сельских районах, дикорастущие плодово-ягодные растения (Gabrielian, Zohary, 2004; Tamanyan, 1999). Для их сохранения в качестве генетических ресурсов важную роль играет устойчивость к инфекционным грибным заболеваниям. Поэтому проводя инвентаризацию лесных пищевых растений следует особое внимание обращать на их фитопатологическое состояние.

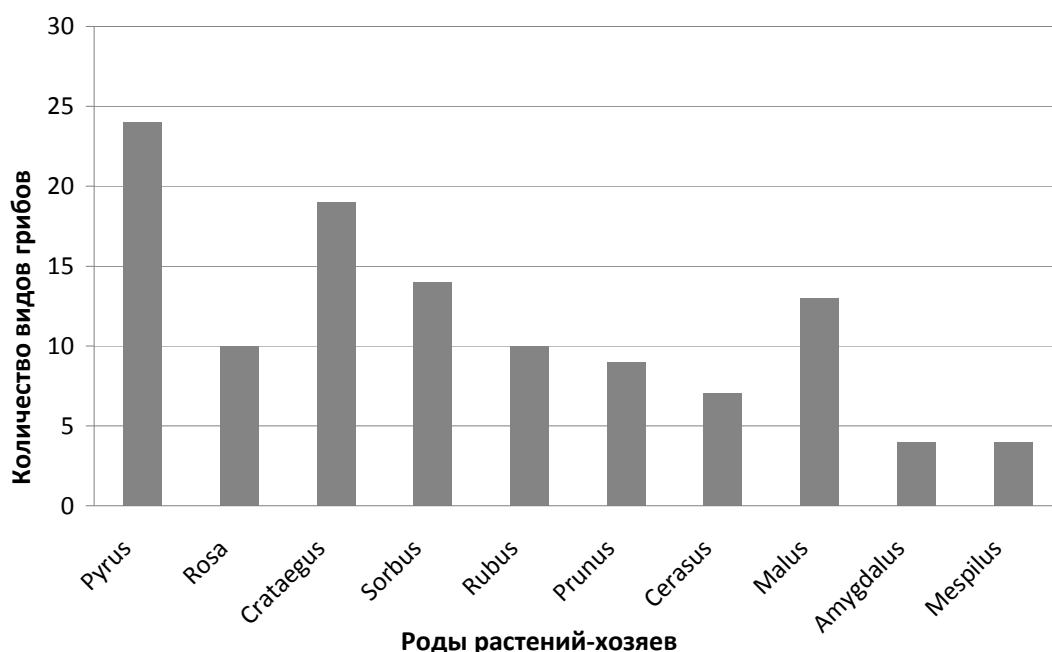
В данной статье представлены наши исследования по видовому составу микромицетных возбудителей грибных заболеваний дикорастущих плодово-ягодных растений из семейства Rosaceae в лесах РА. Выбор Розоцветных связан с тем, что его представители широко распространены в лесах страны и пользуются большим спросом у населения. Кроме того, дикорастущие сородичи культурных растений могут стать разносчиками грибной инфекции, опасной для садоводческих хозяйств, интенсивно расширяющих в настоящее время свои площади.

В лесах Армении в диком виде из розоцветных произрастают следующие – груша (34 видов), шиповник (27), боярышник (19), рябина (13), ежевика (13), слива, вишня, яблоня, абрикос, черешня, малина, миндаль, мушмула (по 1–3 вида). Как видно из перечисленного видовое разнообразие дикорастущих груш заметно велико (Флора Армении, 1958; 2010). Из них 10 видов являются эндемиками, а 16 отнесены к редким и исчезающим видам (Красная Книга Армении, 2010).

В результате изучения микобиоты дикорастущих плодово-ягодных растений семейства Rosaceae в РА на основе собственных сборов грибов, а также пересмотра гербарных материалов и обработки литературных данных нами выявлено 112 видов, разновидностей и форм патогенных грибов (Микофлора Армении, 1967–2013).

Выявленные микромицеты обнаружены на 120 видах растений из 11 родов, принадлежащих семейству Rosaceae. Представители этих семейств поражаются видами грибов из различных систематических групп неодинаково (рис.).

По нашим данным, наибольшее число патогенных микромицетов выявлено на представителях растений из рода *Pyrus* – 24 вида грибов (21,4 % от общего числа) из 16 родов, *Crataegus* – 19 видов (17 %) из 10 родов, *Sorbus* 14 видов (12,5 %) из 8 родов, *Malus* – 13 видов (11,6 %) из 9 родов, *Rosa* – 10 видов (8,9 %) из 8 родов, *Rubus* – 10 видов (8,9 %) из 7 родов. А на видах растений-хозяев из родов *Prunus*, *Cerasus*, *Mespilus*, *Amygdalus* обнаружено меньше 10 видов фитопатогенных грибов.



Количественное распределение патогенных грибов по родам семейства Rosaceae

Самые распространенные и вредоносные болезни лесных плодовых пород – монилиез, парша и клостериоспориоз.

Монилиз или плодовая гниль поражает в разной степени все лесные семечковые и косточковые породы. Болезнь вызывает гниль плодов, на которых появляются мелкие пепельно-серые подушечки с конидиальным спороношением. Они располагаются беспорядочно или четко концентрически вокруг мест с механическим повреждением. Возбудителями для яблони, груши, абрикоса, вишни, черешни, сливы являются *Monilinia fructigena* и *M. cinerea*. Плоды дикой груши в отличие от культурной поражаются реже. Гриб перезимовывает мицелием и конидиями в пораженных

веточках. Районами сильного поражения являются северо-восточные с умеренным влажным климатом, а районами слабого развития – южные с засушливым теплым климатом. Сумчатая телеоморфная стадия для развития гриба не имеет значения, т. к. наблюдалось нами лишь дважды.

Парша развивается повсеместно на листьях, побегах и плодах яблони (возбудитель *Fusicladium dendriticum*), груши (*F. pyrorum*), на листьях боярышника (*F. crataegi*), редко на листьях сливы (*F. pruni*), рябины (*F. orbiculatum*), вишни (*F. cerasi*), японской мушмулы (*F. eriobotryae*), миндаля (*F. amygdali*). Парша на пораженных органах растений образует пятна в типе покрытые интенсивно черным налетом. Но иногда на плодах образуются бурые сливающиеся коростинки без заметного налета. Болезнь чаще встречается в северных районах с влажным холодным климатом, где поражает до 70 и более процентов растений, а в южных теплых отмечается лишь во влажных ущельях. Возбудитель парши перезимовывает мицелием и конидиями, редко образуя сумчатую стадию типа *Venturia*.

Клястериоспориоз или дырчатая пятнистость встречается во всех районах произрастания диких видов косточковых в Северной и Южной Армении, сильно повреждая листья, побеги, плоды. Возбудитель болезни *Clasterosporium carpophilum* поражает очень сильно абрикосы, в меньшей степени вишни, черешни, сливы, миндаль. На пораженных листьях появляются двусторонние светло-коричневые пятна сливающиеся, а в последствии выпадающие. Отсюда и название болезни дырчатая пятнистость. На побегах образуются глубокие язвочки нередко выделяющие камедь. На плодах абрикосов пятна мелкие, округлые, сначала пурпурные, позднее в середине светло-коричневые, в дальнейшем развиваются коростинки с глубокими трещинами. На плодах вишни, черешни образуются мелкие пятна, которые углубляются в ткань, а иногда доходят до косточки. Перезимовка гриба осуществляется микросклероциями, конидиями и мицелием, которые сохраняют жизнеспособность на веточках и опавших листьях.

На сливах повсеместно и ежегодно отмечается красный ожог листьев (*Polystigma rubrum*), при котором на листьях появляются двусторонние крупные (до 0,5 см) красные, как бы лакированные пятна. В лесах центральной части страны нередко встречается заболевание плодов сливы называемое “кормашки” (*Taphrina pruni*). Плоды заметно удлиняются, становятся белесыми, косточка в них не развивается. На живых листьях и черешках вишни и черешни встречается развитие пикнидиального гриба *Phyllosticta circumscissa* вызывающего пятнистость.

Горные леса РА богаты можжевельниками, являющимися постоянным источником природной инфекции для заболевания ржавчиной листьев – в сильной степени груши (*Gymnosporangium fuscum*), боярышника, мушмулы (*G. confusum*), в средней яблони (*G. juniperinum*), слабо рябины (*G. juniperi*). На пораженных перечисленных растениях пикнии развиваются на верхней стороне листьев в виде выпуклых бородавок, а на нижней стороне – эции в виде длинных конусовидных выростов лучисто расходящихся. На можжевельнике формируется телейтоспороношение, которое выходит из трещин коры на вздутых ветвях. В северо-восточных районах встречается ржавчина листьев сливы (*Tranzschelia pruni-spinosae*).

На ягодных растениях и шиповнике из ржавчинных грибов развиваются виды *Phragmidium*. Грибы эти однохозяйные с полным циклом развития. На шиповнике (*Phragmidium mucronatum*) эции формируются на побегах, черешках, цветках, плодах. Пораженные побеги утолщаются, искривляются, покрываются оранжевыми порошащими пустулами. Уредино- и телейтоспороношения обильно развиваются на нижней поверхности листьев, образуя мелкие сливающиеся порошащие ложа сначала желтые, затем сажисто-черные. Ржавчина малины и ежевики (*Ph. rubi*) встречается повсеместно, вызывая пожелтение и опадение листьев.

Для шиповников, растущих на опушках леса, бичом считается мучнистая роса (*Sphaerotheca pannosa*), поражающая листья, молодые побеги, плоды. Плотная войлочная грибница на поверхности плода делает его непригодным для использования. Замечено, что после трех лет аномально жаркой летней погоды (2015–2017 гг.), впервые за долгие годы, мучнистая роса на шиповнике не развивалась (Осипян, 2016).

К вредоносным болезням плодо-ягодных растений относится и белая пятнистость листьев груши (*Septoria pyricola*), малины (*S. rubi*), земляники (*S. fragariae*). На мелких белых пятнах с темным ободком во второй половине лета появляются черные точки – пикниды. На диких видах груши эта болезнь встречается значительно реже, чем на культурных.

В условиях холодной и влажной погоды в загущенных местах обитания на созревших механически поврежденных плодах яблони нередко развивается сизая плесень (*Penicillium crustaceum*), серая гниль (*Botrytis cinerea*) и черная плесень (*Aspergillus niger*).

К концу вегетации на конечных ветвях многих плодовых развиваются сферопсидальные грибы, вызывающие их усыхание. Этот процесс особенно прогрессирует в засушливую погоду. Для яблони характерно развитие *Phomopsis ambigua*, для груши – *Sclerophoma mali*. Вид *Cytospora cincta* встречается на абрикосе, вишне, груше, а *Dothiorella stromatica* на сливе.

Подавляющее большинство грибов в лесах РА, как и на всей остальной территории проводят свой цикл развития в анаморфной стадии и, надо полагать, что этому способствуют климатические условия не стимулирующие развитие телиоморфной сумчатой стадии.

Литература

- Красная Книга Армении (Растения) / Под ред. К. Г. Таманян, Г. М. Файвуш, Ж. А. Варданян, Т. С. Даниелян. Ереван, 2010. 598 с.
- Микофлора Армении. Т.1–8. Ереван, 1967–2013.
- Осипян Л. Л. Небывало жаркие погодные условия лета 2015 года как фактор инактивации грибов порядка Erysiphales. Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике. Красноярск, 2016: 166.
- Флора Армении / Под ред. Тахтаджяна А. Л. Т. 3. Изд. АН Арм ССР. 1958. 386 с.
- Флора Армении. Т. 11. 2010: Изд. A.R.G. Gantner Verlag KG. 546 с.
- Biodiversity of Armenia. 5th national report. Yerevan, 2014. 234 p.
- Gabrielian E., Zohary D. Wild relatives of food crops native to Armenia and Nakhichevan. Fl. Medit. 2004. Vol. 14: P. 5–80.
- Tamanyan K. Useful plants of Armenian flora. Development of the full project for in-situ conservation and sustainable use of agrobiodiversity. Materials of the logical framework workshop. Yerevan, 1999: 38.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ФИТОПАТОГЕННЫЕ СВОЙСТВА СИБИРСКИХ ШТАММОВ *ARMILLARIA BOREALIS* MARXM. & KORHONEN

Павлов И. Н.¹, Литовка Ю. А.^{1,2}, Литвинова Е. А.², Вуйтович С. М.²

¹ Институт леса им. В. Н. Сукачева ФИЦ КНЦ СО РАН, forester24@mail.ru

² Сибирский государственный университет науки и технологий им. М. Ф. Решетнева

Комплекс грибов *Armillaria mellea* sensu lato объединяет свыше 40 видов, существенно отличающихся по фитопатогенным свойствам, включая высоко агрессивных возбудителей корневых гнилей (*Armillaria solidipes* Peck; *Armillaria mellea* (Vahl) P. Kumm.; *Armillaria sinapina* Bérubé & Dessur.); слабых патогенов (*Armillaria gallica* Marxm.) и сапротрофов (*Armillaria cepistipes* Velen.) (Prospero et al, 2004; Marçais B., Bréda, 2006; Bakys et al, 2011). Вид *Armillaria borealis* Marxm. & Korhonen был описан еще в 1982 году и известен как типичный сапротроф лиственных и хвойных пород, иногда встречающийся на живых деревьях как вторичный паразит (Korhonen, 1978; Marxmüller, 1982; Roll-Hansen, 1985), однако, до настоящего времени отсутствует развернутое изучение его экологии и фитопатогенности.

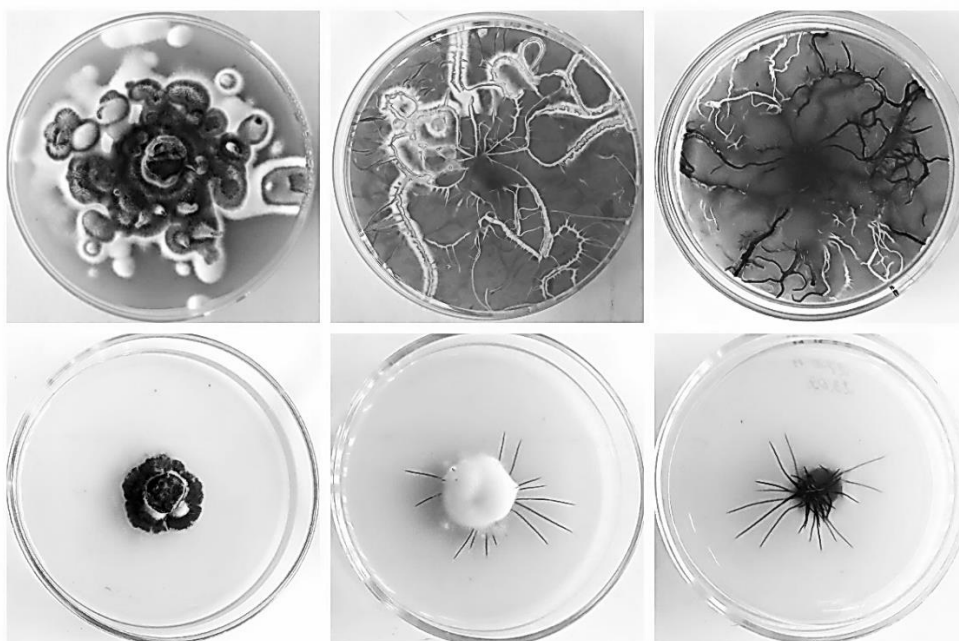
Проведенные нами исследования по распространению и частоте встречаемости этого вида в лесах Красноярского края выявили абсолютное доминирование *A. borealis* среди других видов из комплекса *A. mellea* s.l. на площади, ограниченной с севера 58° с.ш., с юга – 52° с.ш, поднимаясь в горных лесах на высоту до 1100 м над у.м. (и до 950 м над у.м. с образованием базидиом). Наиболее масштабные очаги усыхания установлены в лесах Восточного Саяна (до 30 га) при различной экспозиции склона. Куртинное усыхание не установлено на вершинах сопков, с очень мелким, быстро пересыхающим корнеобитаемым слоем, а также на пониженных элементах рельефа с глубокими почвами.

Усыханию подвержены деревья всех классов Крафта. Возраст погибших деревьев *Abies sibirica* – 50–160 лет, *Pinus sibirica* – 50–260 лет. Для *A. borealis* характерно образование веера мицелия под корой сильно ослабленных и усыхающих деревьев, часто – на ослабленных деревьях, а также на *A. sibirica* без признаков ослабления. При появлении первых симптомов поражения (дехромирование хвои и истечение смолы), в большинстве случаев, следует ожидать быстрое усыхание

дерева. Иногда, при очень высокой агрессивности патогена, плодовые тела у основания ствола формируются даже без видимых симптомов поражения. Значительное угнетение фотосинтетического аппарата и гибель наступает после распространения веера мицелия по лубу, камбию корней и основания ствола. Сибирские штаммы *A. borealis* изолированы нами в чистую культуру из плодовых тел, базидиоспор и пораженной древесины (Maloy, 1974; Whitney et al, 1978). Для *A. borealis* характерна высокая изменчивость плодовых тел по морфологическим признакам, определяемая характеристикой субстрата, погодными условиями, наличием конкурентной микрофлоры и т.д. Видовая принадлежность установлена по результатам скрещивания моноспоровых культур с тестерами европейских и китайских видов, проведенного при активном содействии К. Корхонена (Finnish Forest Research Institute), и подтверждена секвенированием участков генетических маркеров ITS и TEF-1alpha.

Культуральные особенности *A. borealis* исследовали на натуральной (морковный агар) и синтетической (Норкранс-агар) питательных средах в течение 30 сут в температурном диапазоне 16–23 °С. Микроструктуры оценивали методом фазово-контрастной микроскопии в витальных препаратах с использованием микроскопа Olympus CX41 и цифровой камеры Nikon D5100 (Билай, 1982; Бухало, 1983). Выявлены макроморфологические различия при культивировании штаммов на различных по составу питательных средах *in vitro* (рис.). На морковном агаре при 23 °С большинство культур формируют паукообразные кожисто-бархатистые приземистые колонии. Воздушный мицелий бело-кремового-коричневого цвета; ризоморфы сильно ветвящиеся, зубчатые, белого цвета, темнеющие при старении культуры. Радиальная скорость роста колоний составляет 0,2–0,6 мм/сут.; активное ризоморфообразование начинается на 14-е сут. – общая протяженность визуализированных структур находится в пределах 148–461 мм. При снижении температуры до 16 °С радиальная скорость роста практически не изменяется (0,1–0,5 мм/сут.); ризоморфообразование более раннее – на 7 сутки культивирования ризоморфы протяженностью от 3 до 83 мм отмечены у большинства изученных штаммов.

На синтетической среде при 23 °С большинство культур формируют приземистые колонии со скудным, слабо развитым бархатисто-кожистым коричневым мицелием либо белым непигментированным мицелием. Ризоморфы редкие, короткие, острые (иглоподобные), мало ветвящиеся, темно-окрашенные. Радиальная скорость колоний аналогична показателям на натуральной среде – 0,1–0,5 мм/сут. Ризоморфообразование скудное, начинается на 7 сут., общая протяженность ризоморфов на 21 сут. культивирования – 9–17 мм. При снижении температуры до 16 °С скорость роста практически не изменяется, однако у всех изученных штаммов отсутствуют ризоморфы.



Морфологические особенности колоний *Armillaria borealis* и ризоморфообразование при культивировании на морковном агаре (вверху) и Норкранс-агаре (внизу) при 23 °С

Изучение микроструктур *A. borealis* в витальных препаратах на синтетической среде не выявило существенных морфологических различий. Подавляющее большинство культур формирует хорошо развитый септированный мицелий. Генеративные гифы светло-коричневые, полупрозрачные; ветвление под острым углом, реже – под прямым углом, простое, от умеренного до среднего; ширина гиф 2–3,5 мкм. С возрастом в мицелии образуются шаровидные утолщения диаметром 4–6 мкм; отдельные гифы приобретают шероховатую поверхность, внутри гиф появляются пустоты; мицелий местами спиралевидно изогнут. Анастомозы умеренные, пряжки отсутствуют. Скелетные гифы темные, от светло- до темно-коричневых, без перегородок, шириной 1,5–3,0 мкм, формируются в старой части колонии на 30–35 сут культивирования.

Фитопатогенность сибирских штаммов *A. borealis* исследовали на черенках *Populus tremula* L. и сеянцах *Abies sibirica* L. Черенки осины длиной 40–45 см и диаметром 35–40 мм инокулировали предварительно колонизированной грибом и стерильной (контроль) щепой, которую вставляли в разрез под кору и закрепляли полиэтиленовой лентой. Черенки инкубировали в течение 3-х месяцев в климатоканнере при температуре 24 °С с нижним подогревом и периодическим увлажнением песка, оценивая жизнеспособность инокулята и коры (%), а также распространение веера мицелия (мм) и некроза по камбиальной зоне (мм) (Beckman, Pusey, 2001; Sicoli et al, 2002; Metaliaj et al, 2006). Во втором эксперименте колонизированную и стерильную щепу помещали в пластиковые контейнеры под слой прокаленного песка и высевали простерилизованные семена *A. sibirica*. Растения инкубировали в климатоканнере при температуре 24 °С и 12-ти часовом фотопериоде в течение 3 месяцев, оценивая грунтовую всхожесть сеянцев (%) и послебвсходовый отпад (%) (Szewczyk et al, 2014).

Исследование фитопатогенности *in vitro* на черенках осины выявило внутривидовую гетерогенность сибирских штаммов *A. borealis*. Жизнеспособность инокулята составила 50–90 %; жизнеспособность коры черенков варьировала в пределах 60–90 %; распространение веера мицелия и зоны некроза составило 1–45 и 11–75 мм соответственно. У 33 % исследуемых культур отмечено значительное продвижение мицелия по древесине от точки инокуляции (от 12 до 45 мм) при высокой степени некротического поражения камбия, вероятно, за счет активного синтеза дереворазрушающих ферментов и вторичных метаболитов. На черенках, инокулированных этими штаммами, отмечены случаи слияния некротических зон по кольцу в точке прививки. У большинства культур веер мицелия распространялся незначительно (менее 10 мм) на фоне выраженных некротических процессов (зона некроза 11–45 мм).

При исследовании фитопатогенности на сеянцах пихты было установлено, что присутствие инфицированной опенком щепы в контейнере не оказывает существенного влияния на грунтовую всхожесть семян в большинстве случаев (73 %). В ходе дальнейшей вегетации растений и контакта корневой системы с мицелием *A. borealis* отмечено существенное увеличение послебвсходовой гибели растений: отпад в контроле составил 20 %, в опыте – 40–90 %, при этом под действием 82 % штаммов опенка гибель сеянцев превысила 50 %. Подавляющее большинство грибных культур формируют плотную мицелиальную пленку в зоне контакта инокулята с корнями растений, площадь которой превышает 30 % визуализируемой зоны наблюдения; ризоморфообразование незначительное.

В целом, проведенные исследования на постоянных пробных площадях, а также эксперименты по искусственной инокуляции тест-растений позволили доказать высокие фитопатогенные свойства *A. borealis*. Установлен северный предел распространения *A. borealis* (58° с.ш.) в лесах Красноярского края; максимальная высота образования плодовых тел в горах Восточного Саяна достигает 950 м над у.м. При этом патогенное воздействие с образованием веера мицелия и ризоморф (без формирования базидиом) обнаружено на высоте 1100 м над у.м. Выявлены макроморфологические различия при культивировании штаммов на натуральной и синтетической средах *in vitro*, особенно, при формировании ризоморфов. Максимальное ризоморфообразование происходит на натуральной среде при 23 °С. Снижение температуры до 16 °С способствует более ранней закладке ризоморфов на натуральном субстрате и их отсутствию на синтетической среде.

Литература

- Бухало А. С. Высшие съедобные базидиомицеты в поверхностной и глубинной культуре. Киев: Наукова думка. 1983. 144 с.
- Методы экспериментальной микологии / Под ред. В. И. Билай. Киев: Наукова думка. 1982. 550 с.

Bakys R., Vasiliauskas A., Ihrmark K., Stenlid J., Menkis A., Vasaitis R. Root rot, associated fungi and their impact on health condition of declining *Fraxinus excelsior* stands in Lithuania // *Scandinavian Journal of Forest Research*. 2011, vol. 26, N. 2. P. 128–135.

Beckman T. G., Pusey P. L. Field testing peach rootstocks for resistance to *Armillaria* root rot // *Hortscience*. 2001, vol. 36, N. 1. P. 101–103.

Korhonen K. Infertility and clonal size in the *Armillariella mellea* complex // *Karstenia*. 1978, vol. 18, N. 2. P. 31–42.

Maloy O. C. Benomyl-malt agar for the purification of cultures of wood decay fungi // *Plant Dis. Reporter*. – 1974, N. 58. P. 902–904.

Marçais B., Bréda N. Role of an opportunistic pathogen in the decline of stressed oak trees // *Journal of Ecology*. 2006, vol. 94, N. 6. P. 1214–1223.

Marxmüller H. Étude morphologique des *Armillaria* ss. str. à anneau // *Bull Soc Mycol Fr*. 1982, N. 98. P. 87–124.

Metaliaj R., Sicoli G., Luisi N. Pathogenicity of *Armillaria* isolates inoculated on five *Quercus* species at different watering regimes // *Phytopathol. Mediterr*. 2006, N. 45. P. 3–9.

Prospero S., Holdenrieder O., Rigling D. Comparison of the virulence of *Armillaria cepistipes* and *Armillaria ostoyae* on four Norway spruce provenances // *Forest Pathology*. 2004, vol. 34, N. 1. P. 1–14.

Roll-Hansen F. The *Armillaria* species in Europe // *Forest Pathology*. 1985, vol. 15, N. 1. P. 22–31.

Sicoli G., Annese V., de Gioia T., Luisi N. *Armillaria* pathogenicity tests on oaks in southern Italy // *Journal of Plant Pathology*. 2002, vol. 84, N. 2. P. 107–111.

Szewczyk W., Kwaśna H., Bocianowski J., Behnke-Borowczyk J., Ratajczak A., Świetlik A. Diversity of *Armillaria ostoyae* in Scots pine plantations in Poland // *Dendrobiology*. 2014, vol. 72. P. 125–137.

Whitney R. D., Myren D. T., Britnell W. E. Comparison of malt agar with malt plus orthophenylphenol for isolating *Armillaria mellea* and other fungi from conifer roots // *Can. J. For. Res*. 1978, N. 8. P. 348–351.

РАЗНООБРАЗИЕ ВИДОВ РОДА *SUILLUS* GRAY НА ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ УРАЛА

Паламарчук М. А.

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, palamarchuk@ib.komisc.ru

Род *Suillus* Gray (масленок) – самый крупный род семейства Suillaceae (Boletales). Его представители широко распространены в хвойных лесах умеренной зоны. В мире выделяют от 50 (Ainsworth and Bisby's Dictionary..., 2008) до 100 (Smith, Thiers, 1964; Klofac, 2013; Nguyen et al., 2016) видов маслят, в России известно порядка 25 видов. Все виды рода *Suillus* образуют микоризу с хвойными деревьями, в основном с двуххвойными или пятихвойными видами из родов *Pinus* L. и *Larix* Mill. Ареалы распространения маслят связаны с ареалами распространения растений-хозяев. Некоторые виды встречаются и в искусственных посадках сосны и лиственницы вне их естественных ареалов.

На территории Республики Коми, на западных макросклонах Приполярного и Северного Урала располагаются две крупные особо охраняемые природные территории (ООПТ): национальный парк «Югыд-ва» и Печоро-Илычский заповедник. Данные территории стали первыми российскими объектами, включенными в 1995 г. в Список Всемирного природного наследия ЮНЕСКО, под названием «Девственные леса Коми». Расположение на границе Европы и Азии обусловило своеобразие их животного и растительного мира. Здесь встречаются тундровые и лесные виды, элементы западных и восточных флор и фаун. Именно поэтому они издавна привлекают внимание биологов.

Многими авторами было отмечено, что доля участия представителей рода *Suillus* в сложении микобиоты возрастает с запада на восток (Михайловский, 1975; Петров, 1983; Сазанова, 2008; 2009). Так, например, на ООПТ европейской части России отмечено от четырех до шести видов рода *Suillus* (1,2–1,5 %), по направлению к Уралу видовое разнообразие увеличивается (табл.). Так в Вишерском заповеднике (Северный Урал) зарегистрировано уже 8 видов (2,3 % от общего видового разнообразия) этого рода. На ООПТ Урала мы наблюдаем самое высокое из заповедников Европейской части России разнообразие *Suillus*. В Печоро-Илычском заповеднике (Северный Урал) выявлено 13 видов (2,7 % от общего видового разнообразия), в национальном парке «Югыд ва» – 11 видов (2,5 %). Это связано со сменой хвойных пород. В европейской части России основным

симбионтом видов рода *Suillus* является сосна обыкновенная (*Pinus silvestris*), реже лиственница (*Larix sibirica*), с продвижением на восток доля участия лиственницы в сложении лесов увеличивается и появляется сосна сибирская кедровая (*Pinus sibirica*), являющаяся симбиотрофом многих видов рода *Suillus*. Кроме обычных европейских видов появляются азиатско-североамериканские и дальневосточно-североамериканские виды.

Доля рода *Suillus* в микобиотах некоторых особо охраняемых природных территорий Европейской части России

Особо охраняемая территория	Доля рода <i>Suillus</i>
Нижнесви́рский заповедник (Столя́рская, Коваленко, 1996)	1,2
Национальный парк «Русский Север» (Кириллова, 2007)	1,5
Вишерский заповедник (Мухутдинов, 2008)	2,3
Печоро-Илычский заповедник (Северный Урал)	2,7
Национальный парк «Югыд ва» (Приполярный Урал)	2,5

Всего в лесах Печоро-Илычского заповедника и национального парка «Югыд ва» к настоящему времени выявлено 16 видов рода *Suillus*, что составляет 2,5 % от общего видового разнообразия данной территории.

Пять видов являются микоризообразователями с сосной. Это широко распространенные виды маслят: *Suillus bovinus* (L.) Roussel, *S. flavidus* (Fr.) J. Presl, *S. granulatus* (L.) Roussel, *S. luteus* (L.) Roussel, *S. variegatus* (Sw.) Richon et Roze. Все эти виды были отмечены только в Печоро-Илычском заповеднике. На территории национального парка эти виды пока не найдены. Возможно, это связано с особенностью распространения сосны, она встречается здесь небольшими массивами только на равнине в нижнем течении рек Кожим и Подчерье (Мартыненко, Дегтева, 2003). Данные участки не были нами обследованы.

Восемь видов связаны с лиственнице. Основной ареал распространения этих видов находится в Сибири, но часть встречается и в Европе, в посадках лиственницы. Четыре вида отмечены на обеих ООПТ Урала (*Suillus cavipes* (Klotzsch) A. H. Sm. et Thiers, *S. clintonianus* (Peck) Kuntze, *S. grevillei* (Klotzsch) Singer, *S. paluster* (Peck) Kuntze). Остальные четыре вида зарегистрированы только на территории национального парка. Это *Suillus asiaticus* (Singer) Kretzer et T. D. Bruns, *S. spectabilis* (Peck) Kuntze, *S. tridentinus* (Bres.) Singer, *S. viscidus* (L.) Roussel. В Республике Коми основные массивы лиственничных лесов располагаются на возвышенностях Тиманского кряжа, в предгорьях и на склонах Приполярного Урала (Леса Республики Коми, 1999). Именно поэтому, на территории национального парка, основная часть которого располагается в предгорьях и горах Приполярного Урала, наблюдается самое высокое разнообразие маслят, образующих микоризу с лиственницей.

Особый интерес представляют виды рода *Suillus* – микоризообразователи с сосной сибирской кедровой. Сосна сибирская кедровая (*Pinus sibirica*) на территории России встречается в Сибири, на Урале и востоке европейской части. За пределами России растет на территории Монголии и Северного Китая. В Республике Коми популяции *Pinus sibirica* находятся на северном и западном пределах распространения вида, который включен в региональную Красную книгу (2009). Данные о видах маслят, связанных с этим видом деревьев, недостаточны и неоднозначны. В литературе упоминается от одного-трех до шести видов маслят, способных образовывать микоризу с сосной сибирской кедровой (Нездоймино, 1969; Васильков, 1971; Перова, Горбунова, 2001; Переведенцева, 2008; Сазанова, 2009; Звягина, Байкалова, 2012; Звягина, Васина, 2015; Паламарчук, 2012, 2015; Филиппова, Бульонкова, 2017).

На ООПТ Урала из микоризообразователей с сосной сибирской отмечены три вида: *Suillus acidus* (Peck) Singer, *S. placidus* (Bonord.) Singer, *S. sibiricus* (Singer) Singer. Все эти виды отмечены на территории заповедника и национального парка. Под вопросом остается находка видов близких к *Suillus plorans* (Rolland) Kuntze и *S. punctipes* (Peck) Singer. Эти два вида морфологически очень схожи между собой и нечетко разделяются по морфологическим признакам. В качестве одного из отличий между видами указан цвет мицелия у основания ножки: у *S. plorans* – мицелий розовый, у *S. punctipes* – белый (Васильков, 1971; Klofas, 2013). Однако, Б. П. Васильков (1971), сравнивая образцы маслят из Прибайкалья, собранные под *Pinus sibirica*, с образцами из Северной Америки, определенными как *S. punctipes*, заметил, что и у тех и у других мицелий в основании ножки

розовый. Б. П. Васильков (1971) указывает для *S. plorans* возможность посинения мякоти. Однако, и у того, и у другого вида по образцам из Сибири выделяют формы с синеющей мякотью (Singer, 1965; Петров, 1991). Последнее филогенетическое исследование большого числа представителей рода *Suillus* (Nguyen et al., 2016), показало, что *S. plorans* из Европы расходится с *S. punctipes* из Северной Америки, однако оба вида довольно близки. Образцы маслят из России, образующие симбиоз с *P. koraiensis* Siebold et Zucc., образовали отдельную группу близкую к *S. punctipes*. К сожалению, в данное исследование не включены образцы маслят, образующие микоризу с *P. sibirica*. Очевидно, что статус этих видов до сих пор нечетко определен, и необходима ревизия образцов этих двух видов. В Печоро-Илычском заповеднике и национальном парке были собраны образцы морфологически близкие к *S. plorans* и *S. punctipes*, но на сегодняшний день мы не уверены в правильности их идентификации.

Таким образом, расположение ООПТ Урала на границе Европы и Азии обуславливает высокое разнообразие видов рода *Suillus*. Здесь наблюдается самое высокое для европейской части России разнообразие данного рода. Кроме обычных европейских видов появляются азиатско-североамериканские. Однако объем ряда видов, связанных с сосной сибирской кедровой требует уточнение.

Работа выполнена при поддержке Комплексной программы фундаментальных исследований Уральского отделения Российской академии наук, проект № АААА-А17-117112270073-0 «Разнообразие основных компонентов экосистем в широтном и высотном градиентах западного макросклона Северного и Приполярного Урала».

Литература

Васильков Б. П. Кедровниковые маслята в СССР // Микология и фитопатология. 1971. Т. 5. Вып. 2. С. 184–186.

Звягина Е. А., Байкалова А. С. Предварительные сведения о микобиоте агарикоидных базидиомицетов Сургутского Полесья // Человек и Север: антропология, археология, экология. Вып. 2: материалы Всероссийской конференции, 26–30 апреля 2012 г., Тюмень. Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН, 2012. С. 343–346.

Звягина Е. А., Васина А. Л. Новые данные о макромицетах заповедника «Малая Сосьва» (Ханты-Мансийский автономный округ) // Микология и фитопатология. 2015. Т. 49. Вып. 6. С. 349–358.

Кириллова О. С. Агарикоидные базидиомицеты национального парка «Русский Север» (Вологодская область): Дис... канд. биол. наук. М., 2007. 179 с.

Красная книга Республики Коми / отв. ред. А. И. Таскаев. Сыктывкар, 2009. 791 с.

Леса Республики Коми / под ред.: Г. М. Козубова и А. И. Таскаева. М.: Издательско-продюсерский центр «Дизайн. Информация. Картография», 1999. 332 с.

Мартыненко В. А., Дегтева С. В. Конспект флоры природного национального парка «Югыд ва» (Республика Коми). Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 93 с.

Михайловский Л. В. Макромицеты (порядок Agaricales) Хибинского горного массива: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1975. 23 с.

Мухомудинов О. И. Агарикоидные базидиомицеты горно-лесного пояса Северного Урала (заповедник Вишерский): Дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. 166 с.

Нездойминого Э. Л. Шляпочные грибы лесных сообществ северо-восточного побережья оз. Байкал // Микология и фитопатология. 1969. Т. 3. Вып. 2. С. 124–131.

Паламарчук М. А. Агарикоидные базидиомицеты Печоро-Илычского заповедника (Северный Урал). Сыктывкар, 2012. 152 с.

Паламарчук М. А. Первое указание *Suillus acidus* var. *intermedius* (Suillaceae, Boletales) для Европы с Северного Урала // Новости систематики низших растений. 2015. Т. 49. С. 204–212.

Переведенцева Л. Г. Конспект агарикоидных базидиомицетов Пермского края. Пермь: Пермский гос. пед. ун-т, 2008. 86 с.

Перова Н. В., Горбунова И. А. Макромицеты юга Западной Сибири. Новосибирск: Издательство СО РАН, 2001. 158 с.

Петров А. Н. Агариковые грибы (порядок Agaricales s. l.) юго-западного побережья оз. Байкал: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1983. 20 с.

Петров А. Н. Конспект флоры макромицетов Прибайкалья. Новосибирск: Наука, 1991. 81 с.

Сазанова Н. А. Значение Болетовых грибов в микобиоте Магаданской области // XII съезд Русского ботанического общества. Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Матер. Всерос. конф. Ч. 2. Петрозаводск, 2008. С. 156–159.

Сазанова Н. А. Макромицеты Магаданской области. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2009. 196 с.

Столярская М. В., Коваленко А. Е. Грибы Нижнесвиурского заповедника. Вып. 1. Макромицеты (преимущественно агарикоидные базидиомицеты): Аннотированные списки видов. СПб. 1996. 59 с.

Филиппова Н. В., Бульонкова Т. М. Видовое разнообразие макромицетов в окрестностях Ханты-Мансийска (средняя тайга Западной Сибири) // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. 2017. Т. 8, № 1. С. 13–24.

Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi (10th edition) / ed. by P. M. Kirk, P. F. Cannon, D. W. Minter, J. A. Stalpers. Wallingford : CABI, 2008. 771 p.

Klofac W. A world-wide key to the genus *Suillus* // Österreichische Zeitschrift für Pilzkunde. 2013. Vol. 22. P. 211–278.

Nguyen N. H., Vellinga E. C., Bruns T. D., Kennedy P. G Phylogenetic assessment of global *Suillus* ITS sequences supports morphologically defined species and reveals synonymous and undescribed taxa // Mycologia. 2016. Vol. 108, N 6. P. 1216–1228.

Singer R. Die Pilze Mitteleuropas, Band V: Teil 1, Die Boletaceae (ohne Boletoidae). 1965. P. 1–131.

Smith A. H., Thiers H. D. A contribution toward a monograph of North American species of *Suillus* (Boletaceae). Michigan, 1964. 163 p.

ГАСТЕРОМИЦЕТ *PHALLUS IMPUDICUS* – ПЕРСПЕКТИВНЫЙ ПРОДУЦЕНТ ВЕЩЕСТВ МЕДИКО-БИОЛОГИЧЕСКОГО НАЗНАЧЕНИЯ

Пасмурцева В. В., Бордок И. В.

Институт леса НАН Беларуси, forinstnanb@gmail.com

Среди многочисленных лечебно-профилактических средств особое место занимают фунго-препараты. Научные исследования по изучению свойств биологически активных веществ, выделенных из плодовых тел базидиальных грибов, обосновывают использование карпофоров не только как источник пищевых, минорных, про- пребиотических компонентов пищи, но и как сырье для получения на их основе лекарственных препаратов, обладающих противовирусными, иммуномодулирующими, радиопротекторными, антидиабетическими, противоопухолевыми и другими эффектами (Chang, 1999, 2004; Wasser, 2002).

В Беларуси издревле одним из самых популярных и широко используемым в народной медицине грибом является веселка обыкновенная (*Phallus impudicus* L.: Pers.). О ее целебных свойствах ходят легенды, а население использует молодые плодовые тела для лечения различных недугов.

В настоящее время научными исследованиями доказаны радиопротекторные и противоопухолевые свойства *Ph. impudicus* (Kuznesov et al, 2004). Несомненно, обладая уникальным комплексом биологически активных соединений, содержащихся в плодовых телах, веселка обыкновенная является перспективным продуцентом веществ медико-биологического назначения. Поэтому всестороннее изучение особенностей химического состава и фармакологических свойств данного вида представляет огромный интерес для современной науки.

Целью нашей работы, проводимой в рамках Государственной программы ориентированных фундаментальных исследований «Радиация и экосистемы», наряду с анализом экологических

и морфолого-культуральных особенностей роста и развития веселки обыкновенной, явилось изучение биохимического состава плодовых тел.

Сбор карпофоров проводили на территории ГЛХУ «Корневская экспериментальная лесная база Института леса НАН Беларуси» в местах естественного произрастания *Ph. impudicus*. Для исследований отбирались молодые плодовые тела диаметром 40–60 мм, массой 50–70 г. При продольном разрезе видно, что на этой стадии развития веселка обыкновенная уже имеет хорошо сформированную плодущую часть (глебу), окруженную толстым студенистым слоем эндоперидия (рис. 1).

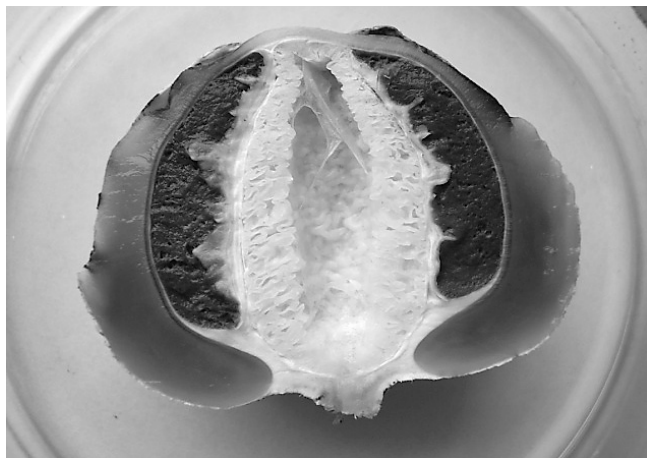


Рис. 1. Продольный разрез плодового тела *Ph. impudicus*

Плодовые тела подвергали сушке при температуре +40 °С. Данный температурный режим был выбран с целью максимального сохранения комплекса биологически активных веществ – уникальных соединений, обеспечивающих лечебные свойства *Ph. impudicus*.

Определение содержания химических элементов в сухой биомассе плодовых тел проводили на оптико-эмиссионном спектрометре Varian Vista (ICP) с аксиальным обзором плазмы и методом рентгено-флуоресцентного анализа.

Результаты статистической обработки показали, что, несмотря на кажущуюся водянистость карпофоров, содержание воды в них не превышает показатели, характерные для большинства базидиомицетов, и составляет $90,8 \pm 0,3$ %.

В результате анализа биохимического состава плодовых тел *Ph. impudicus* установлено, что количество общего белка в сухой биомассе равно 26,0 % (рис. 2). По этому показателю веселка обыкновенная превосходит ряд распространенных пищевых продуктов, являющихся важнейшими источниками биологически ценного белка (Справочник..., 2002).

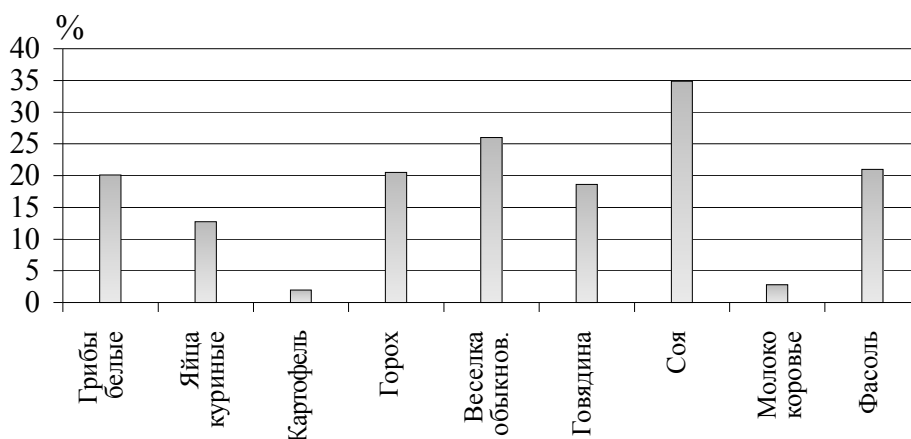


Рис. 2. Сравнительное содержание белка в плодовых телах веселки обыкновенной и некоторых пищевых продуктах

Содержание истинного белка по сумме аминокислот в карпофорах веселки обыкновенной составляет 15,0 %, эндополисахаридов – 14,3 %, фенольных соединений – 0,95–1,0 %, липидов – 1,5 %, фосфолипидов и эргостерина – 8,7 и 5,4 % соответственно.

Количество полиненасыщенных жирных кислот, относящихся к одним из незаменимых факторов питания, в плодовых телах достигает 82,82 %, насыщенных – 17,18 %. Доминирующее положение среди жирных кислот занимает линоленовая ($C_{18:2}$) – 60,0 % (рис. 3). Данная кислота является эссенциальной для человека. Она принимает непосредственное участие в синтезе простагландинов в организме. Содержание в пище линоленовой кислоты в настоящее время строго не нормируется, однако принято считать, что ежедневно человек должен получать ее в количестве не менее 200–600 мг (Справочник..., 2002).

В результате проведенных исследований было также установлено, что экстракты плодовых тел *Ph. impudicus* обладают высокой антиоксидантной активностью, которая составляет 90,2–91,0 % по отношению к ионулу.

Жизненно важными компонентами пищи человека, необходимыми для построения химических структур живых тканей и осуществления биохимических и физиологических процессов, лежащих в основе жизнедеятельности организма, являются минеральные вещества.

Проведенные исследования позволили определить количество макро- и микроэлементов, содержащихся в плодовых телах веселки обыкновенной (мг/100 г): калий – 916,4; фосфор – 299,3; магний – 91,2; сера – 275,2; натрий – 3,8; цинк – 3,70; медь – 2,71; хром – 0,08; железо – 8,06; алюминий – 2,48; барий – 0,14; бор – 0,16; кремний – 0,14; селен – 0,04; никель – 1,96; олово – 0,07; свинец – 0,02; молибден – 0,001; ванадий – 0,002; серебро – 0,06; кобальт – 0,004.

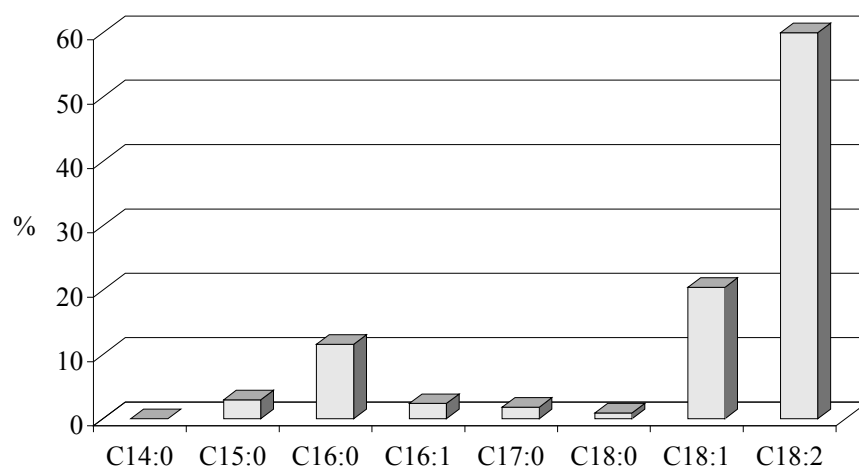


Рис. 3. Жирнокислотный состав липидов плодовых тел *Ph. impudicus*

В нижеследующей таблице приведена сравнительная характеристика содержания отдельных нутриентов в плодовых телах веселки обыкновенной по отношению к некоторым пищевым продуктам, а так же указана суточная потребность взрослого человека в данных элементах (Справочник..., 2002).

Содержание некоторых элементов в пищевых продуктах и плодовых телах *Ph. impudicus* (мг/100 г)

Химический элемент	Плодовые тела <i>Ph. impudicus</i>	Наименование пищевого продукта					Суточная потребность взрослого человека, мг
		яблоки	крупя овсяная	говядина	печень говяжья	яйцо куриное	
Fe	8,06	2,20	3,92	2,90	6,90	2,50	10–18
Zn	3,70	0,15	2,68	3,24	5,00	1,11	10–15
Cu	2,71	0,11	0,50	0,18	3,80	0,08	2–3
Cr	0,08	0,004	–	0,008	0,03	0,004	0,25–0,20

Таким образом, проведенные нами исследования по изучению биохимического состава плодовых тел веселки обыкновенной доказывают перспективность изучения *Ph. impudicus*, как потенциального продуцента веществ для получения различных пищевых и лечебно-профилактических препаратов.

Литература

- Chang S. T. Global impact of edible and medicinal mushrooms on human welfare in the 21st century: nongreen revolution. International journal of medicinal mushrooms. 1999. 1 (1). P. 1–7.
- Wasser S. P. Medicinal mushrooms as a source of antitumor and immunomodulating polysaccharides // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2002. Vol. 60 (3). P. 58–74.
- Chang S. T., Miles, P. G. Mushrooms: Cultivation, Nutritional Value, Medicinal Effect and Environmental Impact, second ed. CRC Press, Boca Raton, Florida, 2004.
- Kuznecovs S. et al. *Phallus impudicus* in thromboembolic disease prevention in cancer // Abstracts of the 16th MASCC International Symposium Miami Beach, FL. 2004. P. 379.
- Справочник по диетологии / Под общ. ред. В. А. Тутельяна, М. А. Самсонова. 2-е изд. Москва, 2002. 542 с.

ВТОРИЧНАЯ ХИМИЯ ЭПИЛИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ НА ГОРНЫХ ПОРОДАХ РАЗЛИЧНОГО СОСТАВА

Пауков А. Г., Тептина А. Ю., Ширяева А. С.

Уральский федеральный университет, alexander_paukov@mail.ru

Вторичные лишайниковые метаболиты – группа органических соединений, насчитывающая в настоящее время более 800 веществ (Elix, 2014), встречающихся преимущественно в лишайниковых талломах. Их роль в жизнедеятельности лишайников очень многообразна – они имеют антимикробное действие, обеспечивают несъедобность талломов, действуют как солнечные фильтры и гидрофобные компоненты (Равинская, 1984; Huneck, 1999). Вторичные метаболиты способны

хелатировать ионы металлов, таким образом, способствуя накоплению и удержанию их в талломах (Purvis et al., 1987, 1990, 2004). Это свойство придает лишайникам способность обеспечивать себя элементами минерального питания в условиях их недостатка (Hauck et al., 2009).

Горные породы по сравнению с коркой деревьев содержат высокие концентрации металлов, потенциально доступных для лишайников. На Урале наиболее распространенными из них являются пироксенит, серпентинит и базальт, которые относятся к ультраосновным и основным породам. В отличие от них, бедны металлами кислые породы – гранит и кварцит, а также основной карбонатный – известняк. Несмотря на наличие данных о тесном взаимодействии вторичных метаболитов лишайников и субстрата, спектры «лишайниковых кислот», а также оценка обилия видов, содержащих разные вторичные метаболиты, на различных каменистых субстратах начали оцениваться только недавно (Favero-Longo et al., 2015, 2018; Paukov et al., 2015).

Коллективом авторов было исследовано биологическое разнообразие литофильных лишайников Среднего и Южного Урала. Для формирования полного списка были использованы работы коллег, занимающихся изучением лишайников Уральского региона (Вондракова, Вондрак, 2015; Urbanavichus, Urbanavichene, 2011). Методом тонкослойной хроматографии (Orange et al., 2001) изучены вторичные метаболиты видов, имеющихся в распоряжении коллектива; данные по химии лишайников, приведенных из внешних источников, приводятся по литературным данным. Для оценки обилия видов, содержащих различные метаболиты, использован массив из 2500 описаний лишайниковых группировок на гранитах, базальтах, пироксенитах, серпентинитах и известняках.

В составе литофильных лишайников Среднего и Южного Урала (538 видов) обнаружено 84 вторичных лишайниковых метаболита, однако большинство из них свойственны ограниченному количеству видов и являются родо- или видоспецифичными. Наиболее часто встречающимися «лишайниковыми кислотами» являются атранорин (72 вида), усниновая кислота (41 вид), гирофоровая кислота (39 видов), цеорин (37 видов), норстиктовая кислота, антрахиноны (по 35 видов), стиктовая кислота (32 вида), фумарпротоцеттаровая (21 вид) и леканоровая кислота (14 видов). Большая группа лишайников, произрастающих на каменистом субстрате (196 видов), не содержит вторичные лишайниковые метаболиты.

Виды, обитающие на горных породах с различным химическим составом, существенно отличаются по составу вторичных метаболитов. Так, среди накипных лишайников на известняках 50 % видов не содержит вторичных метаболитов. В то же время на кварцитах в этой морфологической группе только 10 % не имеет «лишайниковых кислот». На кварцитах практически отсутствуют виды с антрахинонами, с повышением pH каменистого субстрата их доля достигает тринадцати процентов. В этом же направлении, напротив, уменьшается доля видов, содержащих усниновую кислоту, атранорин, стиктовую и гирофоровую кислоты. Наибольшим разнообразием на горных породах, имеющих средние значения pH, характеризуются виды, содержащие норстиктовую кислоту и цеорин. Схожими, но менее четкими закономерностями изменения химического состава характеризуется литофильная лишайниковая флора в целом, включающая также листоватые и кустистые виды. Доля таксонов, не содержащих лишайниковых веществ, на известняках достигает только 42 %, на кварцитах, как и в случае с накипными лишайниками, составляет 10 %.

Изучение обилия лишайников с различными вторичными метаболитами на горных породах было выполнено методом канонического анализа соответствий (ССА), в котором в качестве факторов, помимо типа горных пород, были использованы широта и высота над уровнем моря, которые являются непрямыми индикаторами климатических различий районов, в которых производилось описание лишайниковых группировок.

На известняках наибольшим обилием, включая все жизненные формы, характеризуются лишайники без вторичной химии или содержащие антрахиноны. Виды с желтыми пигментами – ксантонами наиболее обильны в районах, располагающихся на значительных высотах и связаны с базальтами как породами, образующими наиболее высокие из изученных горы. Другие виды, кортикальная химия которых также выполняет функцию защиты от избыточной инсоляции (меланиноподобные пигменты), напротив, преобладают в районе исследования в степях. С горами связаны также виды, содержащие гирофоровую и леканоровую кислоты, главным образом за счет высокого разнообразия и обилия там представителей сем. *Umbilicariaceae*. Лишайники, содержащие атранорин, норстиктовую, стиктовую, усниновую кислоты и цеорин наиболее обильны на серпентинитах, при этом их суммарное проективное покрытие не связано ни с высотой над уровнем моря ни с широтой.

Накипные лишайники, без учета других жизненных форм, в целом проявляют сходные тенденции, однако имеют ряд особенностей. Таксоны с антрахинонами обладают более высоким обилием на известняках; не имеющие вторичной химии, также связаны с известняками, однако преимущественно в наиболее северных изученных районах в пределах Среднего Урала. Гирофоровая и леканоровая кислоты – два близких по химическому составу вещества, часто обнаруживающиеся в талломах совместно, присутствуют у накипных лишайников в различных условиях. Виды с леканоровой кислотой наиболее обильны в высокогорьях на базальтах, с гирофоровой – на гранитах и серпентинитах и не связаны с широтным или высотным расположением пробных площадей.

Основываясь на полученных предварительных данных можно отметить, что как качественный состав вторичных лишайниковых метаболитов, так и обилие видов с различной вторичной химией связано с горными породами, на которых произрастает лишайник. Большое число видов, содержащих «лишайниковые кислоты» на кварцитах может свидетельствовать в пользу мнения об их роли в минеральном питании талломов, а связь большинства из них с серпентинитами может говорить о возможной инактивации токсичных элементов.

Исследования поддержаны РФФИ (проект 18-04-00414).

Литература

- Вондракова О. С., Вондрак Я. Новые находки лишайников из Оренбургской области // Новости сист. низш. раст. 2015. Т. 49. С. 231–238.
- Равинская А. П. Лишайниковые кислоты и их биологическая роль // Новости сист. низш. раст. 1984. Т. 21. С. 160–179.
- Elix J. A. A catalogue of standardized chromatographic data and biosynthetic relationships for lichen substances. Third Edition. Canberra, 2014. 322 pp.
- Favero-Longo S., Matteucci E., Morando M., Rolfo F., Harris T. B., Piervittori R. Metals and secondary metabolites in saxicolous lichen communities on ultramafic and non-ultramafic rocks of the Western Italian Alps // Australian Journal of Botany. 2015. V. 63. P. 276–291.
- Favero-Longo S. E., Matteucci E., Giordani P., Paukov A. G., Rajakaruna N. Diversity and functional traits of lichens in ultramafic areas: a literature-based worldwide analysis integrated by field data at the regional scale // Ecological Research. 2018. Doi: 10.1007/s11284-018-1573-5
- Hauck M., Willenbruch K., Leuschner C. Lichen substances prevent lichens from nutrient deficiency // Journal of Chemical Ecology. 2009. V. 35. P. 71–73.
- Huneck S. The significance of lichens and their metabolites // Naturwissenschaften. 1999. B. 86. S. 559–570.
- Orange A., James P. W., White F. J. Microchemical methods for the identification of Lichens. British Lichen Society, 2001. 101 pp.
- Paukov A. G., Teptina A. Yu., Pushkarev E. V. Heavy metal uptake by chemically distinct lichens from *Aspicilia* spp. growing on ultramafic rocks // Australian Journal of Botany. 2015. V. 63 (2). P. 111–118.
- Purvis O. W., Elix J. A., Broomhead J. A., Jones G. C. The occurrence of copper-norstictic acid in lichens from cupriferous substrata // Lichenologist. 1987. V. 19. P. 193–203.
- Purvis O. W., Elix J. A., Gaul K. L. The occurrence of copper-psoromic acid in lichens from cupiferous substrata // Lichenologist. 1990. V. 22. P. 345–354.
- Purvis O. W., Bailey E. H., McLean J., Kasama T., Williamson B. J. Uranium biosorption by the lichen *Trapelia involuta* at a uranium mine // Geomicrobiology Journal. 2004. V. 21. P. 159–167.
- Urbanavichus G., Urbanavichene I. New records of lichens and lichenicolous fungi from the Ural Mountains, Russia // Folia Cryptogamica Estonica. 2011. V. 48. P. 119–124.

ФИТОПАТОГЕННЫЕ ВИДЫ ОФИОСТОМОВЫХ ГРИБОВ НА ХВОЙНЫХ ПОРОДАХ В СИБИРИ

Пашенова Н. В., Перцовая А. А., Баранчиков Ю. Н.

Институт леса им. В.Н. Сукачева, ФИЦ КНЦ СО РАН, pasnat@ksc.krasn.ru

К фитопатогенным видам офиостомовых грибов на хвойных относятся преимущественно представители родов *Ceratocystis* (Ceratocystidaceae, Microascales, Hypocreomycetidae, Sordariomycetes, Pezizomycotina, Ascomycota, Fungi), *Leptographium* (Grossmannia), и, в меньшей степени, виды рода *Ophiostoma* (Ophiostomataceae, Ophiostomatales, Sordariomycetidae, Sordariomycetes, Pezizomycotina, Ascomycota, Fungi). Эти грибы связаны с физиологически опасными видами стволовых вредителей,

которые нападают не только на ослабленные, но и на здоровые деревья. Как правило, агрессивные виды насекомых-ксилофагов связаны с несколькими видами офиостомовых грибов, что позволяет говорить о комплексах микоассоциантов (Six and Wingfield, 2010). Конидии и аскоспоры всех видов грибов переносятся насекомыми на поверхности экзоскелета и одновременно попадают под кору – в физиологически активные ткани растений – при втачивании жуков (короеды) или при откладке яиц (усачи). Однако только один, реже два вида грибов из комплекса микоассоциантов каждого переносчика способны начать распространение в проводящих тканях живого дерева, поскольку они адаптированы к низкому содержанию кислорода и высокой влажности, а также устойчивы к защитным реакциям, которые «включает» растение-хозяин в попытке остановить вторжение вредителя и сопутствующей ему микрофлоры (Solheim, 1991). Мицелий таких «грибов-первопоселенцев» начинает продвижение в здоровые ткани вокруг повреждений, вызванных насекомыми-переносчиками, что, с одной стороны, увеличивает площадь отмерших и неспособных функционировать проводящих тканей ствола, а с другой стороны повышает энергетические и пластические затраты хозяина на защитный ответ. В составе комплексов, связанных с определенными видами стволовых вредителей, офиостомовые «грибы-первопоселенцы» являются, как правило, специфическими микоассоциантами переносчика, доминирующими по частоте встречаемости в его популяциях. Их также относят к некротрофным фитопатогенам, хотя вклад этих грибов в усыхание растения-хозяина и способность самостоятельно вызвать гибель деревьев дискутируется до сих пор (Six and Wingfield, 2010).

В институте леса им. В. Н. Сукачева ФИЦ КНЦ СО РАН с 90-х годов прошлого века выполняются исследования офиостомовых «грибов-первопоселенцев», связанных с физиологически опасными стволовыми вредителями хвойных в Сибири. Мы представляем краткую сводку по наиболее важным фитопатогенам – ассоциантам агрессивных ксилофагов, которые атакуют основные лесообразующие породы Сибири.

В табл. 1 представлены сведения о фитопатогенных видах офиостомовых грибов, которые были обнаружены на юге Сибири в галереях агрессивных видов насекомых-вредителей хвойных. Почти у всех представленных видов грибов в полевых условиях была проверена фитопатогенная активность, которую оценивали по размерам (длине) некрозов, формирующихся в стволовой флоэме после инкулирования мицелием. К фитопатогенным «первопоселенцам» отнесены виды, вызывающие некрозы флоэмы с длиной 40 мм и более (табл. 2).

Таблица 1. Связь агрессивных ксилофагов на хвойных Сибири с фитопатогенными видами офиостомовых грибов

Вид насекомого	Вид повреждаемого растения	Вид гриба	Частота встречаемости в популяциях переносчика, %
<i>Tomicus piniperda</i> L. – большой сосновый лубоед	<i>Pinus sylvestris</i> L. – сосна обыкновенная	<i>Ophiostoma minus</i> (Hedgc.) Syd.	15–40
<i>Ips sexdentatus</i> (Börner) – короед шестизубчатый	<i>Pinus sibirica</i> Du Tour – сосна кедровая	<i>Leptographium truncatum</i> (M. J. Wingf. & Marasas) M. J. Wingf.* <i>O. brunneo-ciliatum</i> Math.-Kaarik*	85–100 70–90
<i>Ips typographus</i> L. – короед-типограф	<i>Picea obovata</i> Ledeb. – ель сибирская	<i>Ceratocystis polonica</i> (Siemaszko) C. Moreau <i>Grosmannia penicillatum</i> (Grosmann) Goid. <i>Grosmannia euophioides</i> (E. F. Wright & Cain) Zipfel, Z. W. de Beer & M. J. Wingf.	25–100 10–57 < 10
<i>Ips subelongatus</i> Motschulsky – короед большой лиственничный	<i>Larix sibirica</i> Led. – лиственница сибирская	<i>Ceratocystis laricicola</i> Redfern & Minter	70–90
<i>Monochamus urusovi</i> Fisch. – черный пихтовый усач	<i>Abies sibirica</i> Led. – пихта сибирская	<i>Leptographium sibiricum</i> K. Jacobs & M. J. Wingf. <i>Ophiostoma</i> sp.	70–100 60–80
<i>Polygraphus proximus</i> Blandf. – уссурийский полиграф	<i>A. sibirica</i> Led. – пихта сибирская	<i>Grosmannia aoshimae</i> (Ohtaka, Masuya & Yamaoka) Masuya & Yamaoka <i>L. sibiricum</i> **	17–90 0–45

* Фитопатогенная активность отмеченных грибов не исследована (пояснения в тексте).

** Гриб отмечен в ходах уссурийского полиграфа только на территории Красноярского края.

Приведенные в таблице 1 короеды из родов *Ips* и *Tomicus* имеют обширные трансконтинентальные ареалы, приуроченные к зоне бореальных лесов Евразии. Комплексы грибных ассоциантов, распространяемых этими вредителями, достаточно полно описаны в литературе, поскольку исследования фитопатогенного аспекта офиостомовых грибов проводятся в Европе с последней четверти прошлого века. Популяции короедов из родов *Ips* и *Tomicus* в Сибири и в Европе существенно не различаются по видовому составу офиостомовых грибов.

На юге Сибири были обнаружены два гриба из рода *Ceratocystis*, связанные: с большим лиственничным короедом (*C. laricicola*) и короедом-типографом (*C. polonica*) (табл. 1). *C. polonica* достаточно давно был описан в Европе в ходах короеда-типографа на ели европейской (*Picea abies* (L.) Н. Karst. Позднее появились сведения о присутствии *C. polonica* в ходах типографа на елях в Японии. Наши наблюдения показали наличие этого гриба в образцах, собранных на ели сибирской и ели европейской, повреждаемых короедом-типографом в Красноярском крае и Подмосковье (Пашенова и др., 2001, 2018). То есть, *C. polonica* распространяется своим переносчиком на протяжении всего ареала типографа в Евразии. То же можно сказать о двух других ассоциантах типографа – *Grosmannia penicillatum* и *Grosmannia euophioides* (табл. 1). Сведения о них присутствуют в работах европейских и японских авторов.

Более запутанной выглядит в последние годы ситуация с видовой принадлежностью гриба из рода *Ceratocystis*, обнаруженного нами на лиственнице сибирской и обозначенного в таблице 1 как *C. laricicola*. Ранее признавали, что существует один вид лиственничного короеда (с видовыми названиями-синонимами *I. cembrae* и *I. subelongatus*), чей ареал простирается от Европы до Азии. Уже в нынешнем веке, с привлечением молекулярно-генетического анализа, было проведено разделение на два близкородственных, но самостоятельных вида короедов: *I. cembrae* («европейский») и *I. subelongatus* («азиатский»). *C. laricicola* впервые был изолирован в Великобритании из гнезд короеда *I. cembrae* на лиственнице европейской (*Larix decidua* Mill.). В Японии, где обитает короед *I. subelongatus*, связанный с ним гриб первоначально также отнесли к *C. laricicola*, хотя и отмечалось, что японские изоляты отличаются от европейских по ряду признаков, в том числе, генетических, но не по морфологии. В настоящее время гриб, связанный с *I. subelongatus* в Японии, предложено считать самостоятельным видом – *C. fujiensis* M.J. Wingf., Yamaoka & Marin., что говорит о существовании двух «тандемов»: *I. subelongatus* – *C. fujiensis* в Японии и *I. cembrae* – *C. laricicola* в Европе (Masuya et al., 2013). Поскольку в южной Сибири лиственницу повреждает короед *I. subelongatus*, логично было предположить, что он переносит гриб *C. fujiensis*. Однако было показано, что, в отличие от японских культур, сибирские изоляты гриба могут скрещиваться, давая потомство, с европейскими изолятами *C. laricicola*, а также группируются с ними по ДНК последовательности MAT-2 (Harrington, 2002). Это позволило отнести гриб, обнаруженный в ходах большого лиственничного короеда в южной Сибири, к виду *C. laricicola*, но данный вопрос нуждается в дополнительном исследовании.

Виды *C. laricicola* и *C. polonica* считаются наиболее опасными фитопатогенами: мицелий этих грибов вызывает небольшие некрозы флоэмы растения-хозяина (около 40 мм) (табл. 2), но быстро переходит от распространения во внутренней коре к развитию в древесной части ствола, после чего отмирание дерева становится необратимым. Показано, что при множественном инокулировании, имитирующем массовую атаку жуков типографа на здоровые деревья, чистые культуры *C. polonica* могут вызвать гибель некоторых видов хвойных даже в отсутствии вредителя-переносчика (Solheim, 1991).

Таблица 2. Агрессивность чистых культур фитопатогенных офиостомовых грибов при искусственном инокулировании стволов растения-хозяина в Сибири

Вид гриба	Растение-хозяин	Длина (мм) некрозов флоэмы, развившихся вокруг инокуляционной лунки (диаметр – 6 мм)
<i>Ceratocystis polonicum</i> <i>Grosmannia penicillatum</i> <i>Grosmannia piceaperda</i>	Ель сибирская	35–40 80–120 40–211
<i>Ceratocystis laricicola</i>	Лиственница сибирская	37–40
<i>Ophiostoma minus</i>	Сосна обыкновенная	50–75
<i>Leptographium sibiricum</i> <i>Ophiostoma</i> sp. <i>Grosmannia aoshimae</i>	Пихта сибирская	40–60 50–65 40–100

Виды грибов, связанные в Сибири с большим сосновым лубоедом и шестизубчатым короедом, согласуются с данными, опубликованными европейскими авторами. Следует отметить, что гриб *O. minus* часто упоминается в связи с разными видами насекомых-вредителей сосны. В исследованных нами популяциях *T. piniperda* частота встречаемости этого гриба была невысокой (до 40 %) (табл. 1), что ставит под сомнение его специфичность для данного переносчика в Сибири. Грибы, обнаруженные в ходах шестизубчатого короеда, наоборот характеризовались высокой встречаемостью в популяциях вредителя, что говорит, по крайней мере, о специфичности этих ассоциантов. В силу ряда причин, фитопатогенная активность этих грибов не была нами проверена. Но в литературе отсутствуют сведения о высокой фитопатогенной активности *O. brunneo-ciliatum*, хотя этот гриб считается важным возбудителем синевы древесины. Возможно, фитопатогенным «первопоселенцем» в данной ассоциации выступает *Leptographium truncatum*.

При исследовании грибов, связанных с черным пихтовым усачом, высокая частота встречаемости и агрессивность позволили отнести к фитопатогенным ассоциантам вид *L. sibiricum*, а также, гриб с условным названием *Ophiostoma* sp., который, по результатам морфологической и генетической идентификаций, близок к виду *O. minus* (табл. 1, 2).

Комплекс офиостомовых грибов, связанных с уссурийским полиграфом, привлек внимание исследователей после инвазии данного короеда из первичного ареала (российский Дальний Восток, север Японии, Кореи и Китая) в южную Сибирь, где экономически малозначимый вредитель ослабленных и поваленных деревьев дальневосточных видов пихт превратился в причину быстрого и масштабного усыхания пихтовых лесов. Такую трансформацию агрессивности *P. proximus* в инвазийном ареале связывают с отсутствием у нового кормового растения – пихты сибирской – достаточных факторов устойчивости к этому короеду и связанным с ним фитопатогенам. Среди асоциантов уссурийского полиграфа, несомненно, наиболее важным является гриб *G. aoshimae*, который присутствует во всех популяциях вредителя, доминирует по частоте встречаемости в гнездах короеда, и способен, при искусственном инокулировании деревьев, вызывать обширные некрозы флоэмы, достигающие 100 мм (табл. 1, 2). Следует отметить, что исследуя популяции уссурийского полиграфа в Красноярском крае, мы неоднократно наблюдали в гнездах вредителя конидиеносцы, морфологически соответствующие виду *L. sibiricum*, связанному с черным пихтовым усачом. С высокой вероятностью короед-инвайдер мог «получить» этот вид офиостомового гриба от аборигенного вредителя пихты – черного пихтового усача – при совместном заселении ими одних и тех же деревьев.

Представленный краткий обзор показывает недостаточную изученность фитопатогенных офиостомовых грибов в РФ, несмотря на то, что они являются важным компонентом лесных биогеоценозов и могут, вместе со своими насекомыми-переносчиками, оказывать значительное влияние на развитие и функционирование древостоев.

Работа частично поддержана грантами РФФИ № 12-04-00801-а, 14-04-01235, 17-04-01765.

Литература

- Пашенова Н. В., Ветрова В. П., Константинов М. Ю., Афанасова Е. Н. Офиостомовые грибы, переносимые короедом-типографом в хвойных лесах Центральной Сибири // Лесоведение. 2001. № 5. С. 32–37.
- Пашенова Н. В., Серая Л. Г., Баранчиков Ю. Н. Перенос офиостомовых грибов короедом-типографом в Московской области // Защита и карантин растений. 2018. № 4 (в печати).
- Harrington T. C., Pashanova N. V., McNew D. L., Steimel J., Konstantinov M. Y. Species delimitation and host specialization of *Ceratocystis laricicola* and *C. polonica* to larch and spruce // Plant Disease. 2002. V. 6. № 4. P. 418–422.
- Masuya H., Yamaoka Y., Wingfield M. J. Ophiostomatoid fungi and their associations with bark beetles in Japan // The Ophiostomatoid Fungi: Expanding Frontiers. CBS Biodiversity Series 12 Utrecht: CBS-KNAW Fungal Biodiversity Centre, 2013. P. 77–89.
- Six D. L., Wingfield M. J. The role of phytopathogenicity in bark beetle – fungus symbiosis: a challenge to the classic paradigm // Annu. Rev. Entomol., 2010. № 56. P. 255–272.
- Solheim H. Oxygen deficiency and spruce resin inhibition of growth fungi associated with *Ips typographus* // Mycol. Res. 1991. V. 95. № 12. P. 1387–1392.

АГАРИКОИДНЫЕ ГРИБЫ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ТЕРРИТОРИЙ КАРЕЛИИ

Предтеченская О. О.

Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», opredt@krc.karelia.ru

Исследования микобиоты в Карелии ведутся с 30-х гг. XX века, с 1950-х гг. проводится систематическое изучение микоризообразующих грибов, а с 2000-х годов идет активная работа по обследованию действующих и планируемых особо охраняемых территорий. Работа была поддержана грантами РФФИ (2005–2009 гг.), международными проектами (1997–2014 гг.) и Программой фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа» (2012–2014). В настоящее время эти исследования выполняются в рамках государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН). В результате накоплена значительная информация о видовом разнообразии агарикоидных макромицетов, выявлены редкие и уязвимые виды, материалы исследований использованы для подготовки Красной книги Республики Карелия (2007), а также Перечня объектов растительного и животного мира, занесенных в Красную книгу Республики Карелия (в ред. приказа Министерства по природопользованию и экологии РК от 30.12.2016 № 2488).

По результатам проведенных в последнее время ревизий списков видов агариковых грибов на территории Карелии обнаружено 775 видов, относящихся к 114 родам, 32 семействам (табл. 1). Систематическое положение определялось в соответствии с системой Index Fungorum (<http://www.indexfungorum.org>, апрель 2018 г.).

Таблица 1. Представленность агарикоидных макромицетов на ООПТ Республики Карелия

ООПТ	Видов	Родов	Семейств
1. Республика Карелия	775	114	32
2. ГПЗ «Кивач»	417	87	27
3. ГПЗ «Костомукшский» (включая территорию бывшего НП «Калевальский»)	178	58	27
4. НП «Водлозерский» (включая ПЛЗ «Чукозеро»)	119	42	24
5. НП «Паанаярви»	60	28	23
6. ПП «Валаамский архипелаг»	197	44	23
7. ПНП «Ладожские шхеры»	82	35	22
8. ПЛЗ «Заонежье»	143	49	24

Грибы относятся к организмам, для охраны которых необходимо сохранение местообитаний, что в современных условиях возможно лишь на охраняемых природных территориях различного статуса.

В разрезе ООПТ Карелии до сих пор наиболее изученным является заповедник «Кивач», где зарегистрировано более 50 % от общего количества видов агариковых грибов Карелии (табл. 1). В последние годы было проведено дополнительное изучение микобиоты заповедника «Костомукшский» и ныне входящего в его состав национального парка «Калевальский», природного парка «Валаамский архипелаг», национального парка «Паанаярви», национального парка «Водлозерский» с прилегающей территорией планируемого ландшафтного заказника «Чукозеро», а также в районах планируемых национальных парков «Ладожские шхеры» и «Заонежский», на территории планируемого к охране памятника природы гора Воттоваара, в старовозрастных лесах в Муезерском районе, перспективных для создания новых ландшафтных заказников.

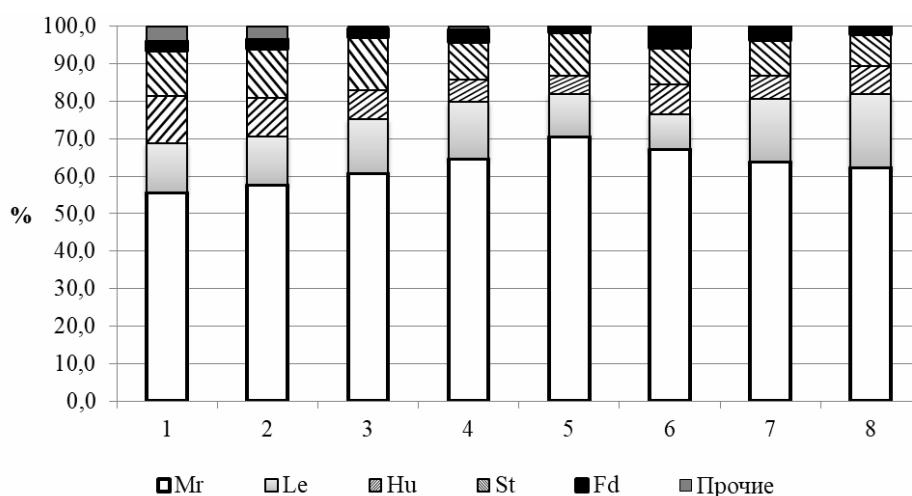
В Карелии в целом наиболее многочисленны семейства Cortinariaceae (158 видов), Hymenogasteraceae (66 видов), Tricholomataceae (69 видов) и Russulaceae (119 видов) (табл. 2). Такое соотношение трофических групп и преобладающих семейств наблюдается на всех исследованных ООПТ (рис.).

Трофическая структура биоты агарикоидных макромицетов Карелии в целом характерна для таежных лесов. К микоризообразователям относится более 50 % видов, остальные виды в основном относятся к сапротрофам, среди которых наиболее многочисленны ксилотрофы (14 % от общего числа видов), подстилочные (12 %) и гумусовые сапротрофы (13 %). Сходное распределение отмечается и для всех исследованных ООПТ.

Таблица 2. Видовая насыщенность семейств агарикоидных макромицетов на ООПТ Республики Карелия

Порядок, семейство	Число родов (видов)							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Agaricales								
Agaricaceae	11 (32)	6 (13)	5 (10)	2 (4)	1 (1)	3 (3)	2 (2)	4 (7)
Amanitaceae	2 (16)	2 (12)	1 (5)	1 (8)	1 (2)	1 (3)	1 (5)	1 (8)
Bolbitiaceae	2 (6)	2 (4)						
Cortinariaceae	1 (158)	1 (80)	1 (25)	1 (13)	1 (8)	1 (29)	1 (12)	1 (16)
Cyphellaceae	1 (1)							
Entolomataceae	6 (25)	5 (10)	1 (3)	1 (1)	1 (1)		1 (1)	1 (1)
Hydnangiaceae	1 (7)	1 (6)	1 (4)	1 (4)	1 (2)	1 (2)	1 (2)	1 (2)
Hygrophoraceae	4 (29)	3 (20)	3 (8)	3 (4)	1 (1)	1 (1)	1 (1)	3 (4)
Hymenogastreae	9 (66)	8 (32)	6 (9)	2 (5)	2 (2)	4 (15)		4 (6)
Incertae sedis	8 (49)	6 (24)	2 (5)	3 (5)	2 (3)	2 (12)	3 (3)	2 (4)
Lyophyllaceae	6 (14)	4 (7)	1 (1)			3 (3)		1 (1)
Marasmiaceae	6 (24)	6 (16)	5 (10)	4 (10)	1 (1)	3 (9)	3 (5)	5 (8)
Mycenaceae	4 (47)	3 (23)	3 (11)	2 (4)	1 (2)	4 (22)	2 (5)	2 (6)
Physalacriaceae	4 (8)	3 (4)	1 (1)	1 (1)	1 (1)	1 (1)		1 (1)
Pleurotaceae	2 (7)	2 (5)	1 (2)	1 (2)	1 (1)		1 (2)	1 (3)
Pluteaceae	2 (11)	1 (4)	1 (3)	1 (1)	1 (1)	1 (2)	1 (1)	1 (5)
Psathyrellaceae	4 (18)	3 (7)	4 (5)	2 (3)	3 (3)	2 (2)	2 (2)	3 (4)
Strophariaceae	6 (25)	5 (17)	2 (2)	2 (3)			2 (2)	3 (3)
Tricholomataceae	16 (69)	12 (35)	7 (17)	2 (3)	2 (4)	4 (12)	3 (6)	5 (11)
Boletales								
Boletaceae	4 (22)	4 (13)	2 (9)	3 (7)	2 (3)	3 (15)	3 (5)	3 (8)
Gomphidiaceae	2 (3)	2 (3)	2 (3)	1 (2)	1 (1)	2 (3)	2 (3)	1 (1)
Gyroporaceae	1 (1)							
Hygrophoropsidaceae	1 (1)	1 (1)	1 (1)	1 (1)		1 (1)	1 (1)	
Paxillaceae	1 (2)	1 (1)	1 (2)	1 (1)	1 (2)	1 (2)	1 (1)	1 (1)
Rhizopogonaceae	1 (1)	1 (1)	1 (1)					1 (1)
Sclerodermataceae	1 (1)					1 (1)		
Strobilomycetaceae	1 (1)	1 (1)	1 (1)	1 (1)	1 (1)	1 (1)	1 (1)	
Suillaceae	2 (8)	1 (5)	1 (4)	2 (5)	1 (4)	1 (5)	1 (2)	1 (3)
Tapinellaceae	1 (2)	1 (2)		1 (1)		1 (1)		1 (1)
Polyporales								
Polyporaceae	1 (1)		1 (1)					
Russulales								
Auriscalpiaceae	1 (1)		1 (1)					
Russulaceae	2 (119)	2 (71)	2 (34)	2 (30)	2 (16)	2 (52)	2 (20)	2 (38)

Условные обозначения: 1. Республика Карелия; 2. ГПЗ «Кивач»; 3. ГПЗ «Костомукшский» (включая территорию бывшего НП «Калевальский»); 4. НП «Водлозерский» (включая ПЛЗ «Чукозеро»); 5. НП «Паанаярви»; 6. ПП «Валаамский архипелаг»; 7. ПНП «Ладожские шхеры»; 8. ПЛЗ «Заонежье»



Трофическая структура биоты агарикоидных макромицетов ООПТ Карелии

Условные обозначения: 1. Республика Карелия; 2. ГПЗ «Кивач»; 3. ГПЗ «Костомукшский» (включая территорию бывшего НП «Калевальский»); 4. НП «Водлозерский» (включая ПЛЗ «Чукозеро»); 5. НП «Паанаярви»; 6. ПП «Валаамский архипелаг»; 7. ПНП «Ладожские шхеры»; 8. ПЛЗ «Заонежье»; Mr – микоризообразователи, Le – ксилосапротрофы, Nu – гумусовые сапротрофы, St – подстилочные сапротрофы, Fd – сапротрофы опада

Приведенные данные свидетельствуют о том, что существующие и создаваемые ООПТ играют важную роль в сохранении видового разнообразия таежной биоты.

Литература

Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия. 2007. 368 с.

Index Fungorum. CABI Database. URL: <http://www.indexfungorum.org> (дата обращения: апрель 2018).

ВИДОВОЙ СОСТАВ ФИТОПАТОГЕННЫХ МИКРОМИЦЕТОВ ДЕНДРОФЛОРЫ РЕГИОНАЛЬНОГО ЛАНДШАФТНОГО ПАРКА «НАУЧНЫЙ» (РЕСПУБЛИКА КРЫМ, БАХЧИСАРАЙСКИЙ Р-Н)

Присянникова И. Б.¹, Булгаков Т. С.²

¹ Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского, aphanisomenon@mail.ru

² ВНИИ цветоводства и субтропических культур, ascotmycologist@yandex.ru

Для предупреждения эпифитотийного распространения паразитических микромицетов необходима инвентаризация их видового состава и выявление наиболее вредоносных. В связи с этим возникла необходимость в проведении микологических исследований, отражающих состояние природных парковых комплексов Крыма, одним из которых является региональный ландшафтный парк Научный, расположенный между реками Бодрак и Кача на территории Бахчисарайского района Республики Крым. Поселок Научный – самый высокогорный населенный пункт Крыма, расположенный на границе с Крымским заповедником; здесь же находится Крымская астрофизическая обсерватория РАН (ФГБУН «КРАО РАН»). Региональный ландшафтный парк «Научный» (площадь 965 га) был включен в перечень ООПТ регионального значения Республики Крым 5 февраля 2015 г.

Исторически сформировавшийся дендропарк ландшафтного парка «Научный» окружает поселок, создавая благоприятную природную среду (в первую очередь необходимый астроклимат для проведения научных исследований). Он же служит местом для прогулок и отдыха сотрудников, жителей поселка и многочисленных туристов, посещающих обсерваторию.

Дендрофлора парка представлена искусственными насаждениями и фрагментами естественной растительности из сосны крымской (*Pinus nigra* Arnold subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe, или европейской (*Picea abies* (L.) H. Karst.), каштана конского (*Aesculus hippocastanum* L.), липы пушистостолбиковой и липы сердцевидной (*Tilia dasystyla* Steven и *Tilia cordata* Mill.), стифнолобиума японского (*Styphnolobium japonicum* (L.) Schott), клена платановидного (*Acer platanoides* L.), гледичии обыкновенной (*Gleditschia triacanthos* L.), дуба пушистого и дуба скального (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. и *Quercus pubescens* Willd.), караганы древовидной (*Caragana arborescens* Lam.), груши лохолистной (*Pyrus elaeagnifolia* Pall.), робинии псевдоакации (*Robinia pseudoacacia* L.) и др.; здесь также произрастают кустарники: бересклет европейский (*Euonymus europaeus* L.), самшит вечнозеленый (*Buxus sempervirens* L.), боярышники (*Crataegus* spp.), шиповники (*Rosa* spp.), древовидные лианы – ломонос виноградолистный (*Clematis vitalba* L.), плющ крымский (*Hedera taurica* (Hibberd) Carrière) и др.

Целью наших исследований явилось изучение видового состава фитотрофных микромицетов регионального ландшафтного парка «Научный» Бахчисарайского района Крыма и оценка их вредоносности. Сбор гербарных образцов паразитических грибов растений производился в течение вегетационных сезонов 2016-2017 гг. детально-маршрутным методом на территории парка. Микологическое обследование территории со сбором образцов пораженных видов растений осуществлялось регулярно, один раз в месяц на протяжении вегетационных сезонов всего периода исследований. Собранный гербарий обрабатывался по общепринятой методике. Образцы паразитических грибов на питающих растениях гербаризировали с составлением стандартных этикеток. Идентификацию образцов грибов на питающих растениях проводили стандартным методом с помощью общепринятых определителей. Названия паразитических грибов и сокращения авторов приведены в соответствии с интерактивными базами «Mycobank» (<http://www.mycobank.org>) и «Index Fungorum» (<http://www.indexfungorum.org>); видовые названия питающих растений представлены в соответствии со сводкой «The Plant List» (<http://www.theplantlist.org>).

В результате проведенных микологических исследований нами обнаружен 141 вид фитопатогенных грибов, распределяющихся по 74 родам паразитических грибов, принадлежащих двум отделам царства настоящие грибы (Fungi) и одному отделу грибоподобных организмов (Chromista, Oomycota, единственный вид *Plasmopara viticola* (Berk. et M. A. Curtis) Berl. et De Toni) (табл.).

Количественное распределение фитотрофных микромицетов на древесных растениях, обнаруженных на территории регионального ландшафтного парка «Научный» на 2017 г.

№ п/п	Отделы	Кол-во классов	Кол-во порядков	Кол-во семейств	Кол-во родов	Кол-во видов
1.	Ascomycota	4	17	31	65	121
2.	Basidiomycota	2	1	5	8	19
3.	Oomycota	1	1	1	1	1
Всего	3	7	19	37	74	141

Доминирующими по количеству родов являются представители отдела Ascomycota – 65 родов и 121 вид (85,8 % от общего количества видов), среди которых подавляющее большинство видов распределяются по 3 классам: Dothideomycetes (53 вида), Leotiomyces (32 вида) и Sordariomycetes (31 вид); меньшая часть видов приходится на отдел Basidiomycota – 8 родов и 19 видов (13,5 % от общего количества видов грибов), и это преимущественно ржавчинные грибы (Pucciniales). Наиболее крупными родами являются: *Erysiphe* (10 видов), *Septoria* (9 видов), *Taphrina* (6 видов), *Camarosporidiella* (5 видов), *Sphaerulina* (5 видов), *Venturia* (5 видов). Остальные роды представлены 2-4 видами, а 49 родов – единственным видом, что говорит как о разнообразии происхождения микобиоты деревьев и кустарников, так и о недостаточной изученности микобиоты древесных растений на уровне видов.

Анализ распределения выявленных видов по трофическим группам показал, что наиболее многочисленной группой являются гемибиотрофы (57 видов, 40,4 %), вызывающие пятнистости листьев, паршу. На втором месте находятся биотрофы (44 вида, 31,2 %) – возбудители деформаций листьев и плодов, ржавчины, настоящей и ложной мучнистой росы, а на третьем – некротрофные грибы, преимущественно возбудители отмирания ветвей (26 видов, 18,4 %). К числу условно-патогенных грибов, т.е. обычно развивающихся как сапрофиты, но могущих вызвать некрозы у ослабленных растений, относятся 14 видов (9,9 %).

Из числа биотрофных грибов наиболее массовыми и вредоносными являются мучнисторосяные грибы, активно развивающиеся в сухом теплом климате Крыма: *Erysiphe alphitoides* (Griffon et Maubl.) U. Braun et S. Takam. на *Quercus petraea*, *Q. pubescens* и *Q. robur* L.; *E. clandestina* Biv. на *Ulmus minor* Mill.; *Podosphaera pannosa* (Wallr.) de Bary на *Rosa spp.*; *E. flexuosa* (Peck) U. Braun et S. Takam. на *Aesculus hippocastanum* L.; *E. lonicerae* DC. на *Lonicera tatarica* L.; *E. palczewskii* (Jacz.) U. Braun et S. Takam. на *Caragana arborescens* Lam.; *E. tortilis* (Wallr.) Link на *Cornus sanguinea* subsp. *australis* (C.A.Mey.) Jáv.; *Podosphaera aphanis* (Wallr.) U. Braun et S. Takam. на *Rubus caesius* L.; *Podosphaera mors-uvae* (Schwein.) U. Braun et S. Takam. на видах *Ribes grossularia* L., *R. nigrum* L. и *R. rubrum* L.; *Sawadaea bicornis* (Wallr.) Homma на *Acer campestre* L. и *A. negundo* L.; *Sawadaea tulasnei* (Fuckel) Homma на *Acer platanoides* L. и *A. tataricum* L.

Интересны находки двух изначально восточноазиатских видов мучнисторосяных грибов: *Erysiphe arcuata* U. Braun, V.P. Heluta et S. Takam. на *Carpinus betulus* L. и *Erysiphe corylacearum* U. Braun et S. Takam. на *Corylus avellana* L. Первый вид – *Erysiphe arcuata* – ранее был отмечен в Крыму, куда проник около 20-30 лет назад в рамках своего расселения по Европе (Braun et al., 2006); по всей видимости, он является обычным для региона видом и встречается только в стадии анаморфы (известной ранее как *Oidium carpini* Foitzik).

Второй вид – *Erysiphe corylacearum* – ранее в Крыму не отмечался. За пределами своей родины (Восточной Азии) он был впервые обнаружен в Турции в 2013 г. (Sezer et al., 2017). Осенью 2014 г. он был впервые найден в Краснодарском крае в г. Сочи (Т. С. Булгаков, неопубликованные данные), в 2015 г. отмечен в Донецкой области Украины в Донецком ботаническом саду в конидиальной стадии (Бондаренко-Борисова, Булгаков, 2016), а в 2017 г. впервые собран в сумчатой стадии в Ростовской области России (Т. С. Булгаков, неопубликованные данные). Такая динамика косвенно свидетельствует о дальнейшей экспансии этого чужеродного вида на юге России. Как показали наши наблюдения, почти везде, в том числе в парке «Научный», он обычно развивается

на листьях лещины одновременно с другим мучнисторосяным грибом – *Phyllactinia guttata* (Wallr.) Lév. Однако последний вид обычно развивается только на нижней поверхности листьев, тогда как *Erysiphe corylacearum* – преимущественно на верхней поверхности листьев.

Еще одной интересной находкой является и обнаружение в Горном Крыму североамериканского мучнисторосяного гриба *Erysiphe flexuosa* (Peck) U. Braun et S. Takam. на конских каштанах (*Aesculus hippocastanum* L.), ранее стремительно расселившегося на большей части Европы (2000–2004 гг.), в т.ч. и Украине (Гелюта, Войтюк, 2004) и на юге России (Булгаков, 2006). Наблюдения показали, что он поражает только отдельные экземпляры *Aesculus hippocastanum*, тогда как большинство растущих в парке конских каштанов оказались невосприимчивы к этому патогену.

К числу наиболее вредоносных гемибiotрофных грибов (вызывающих пятнистости листьев, паршу и подобные симптомы) из отмеченных в парке видов относятся: *Apiognomonia errabunda* (Roberge ex Desm.) Höhn. [= *Discula quercina* (Cooke) Sacc., *Gloeosporium tiliae* Oudem.] на листьях бука (*Fagus sylvatica* L.), дубов (*Quercus* spp.) и лип; *Cercospora depazeoides* (Desm.) Sacc. на листьях *Sambucus nigra* L.; *Drepanopeziza ribis* (Kleb.) Höhn. [= *Gloeosporidiella ribis* (Lib.) Mont. et Desm.] на листьях смородины и крыжовников (*Ribes* spp.); *Dothiora buxi* Jayasiri, Camporesi et K. D. Hyde и *Pseudonectria buxi* (DC.) Seifert, Gräfenhan et Schroers [= *Pseudonectria rousseliana* (Mont.) Wollenw., *Volutella buxi* (DC.) Berk. & Broome] на листьях и побегах самшита (*Buxus sempervirens* L.); *Ophiognomonia leptostyla* (Fr.) Sogonov [= *Gnomonia leptostyla* (Fr.) Ces. et De Not., *Marssonina juglandis* (Lib.) Sacc., *Neomarssoniella juglandis* (Lib.) U. Braun] на листьях и плодах грецкого (*Juglans regia* L.) и черного (*J. nigra* L.) орехов; *Phyllosticta paviae* Desm. на листьях *Aesculus hippocastanum* L. (особенно вредоносный вид); *Septoria pyricola* Desm. на листьях *Pyrus communis* L. и *P. elaeagrifolia* Pall.; *Sphaerulina cornicola* (DC.) Verkley, Quaedvl. & Crous [= *Septoria cornicola* (DC.) Desm.] на листьях кизила (*Cornus mas* L.) и свидины (*Cornus sanguinea* L. subsp. *australis* (C.A.Mey.) Jáv.); *Paracercosporidium microsorum* (Sacc.) U. Braun, C. Nakash., Videira et Crous [= *Cercospora microsora* Sacc., *Passalora microsora* (Sacc.) U. Braun] на листьях лип (*Tilia dasycphylla*, *T. cordata*, *T. platyphyllos* Scop.); *Venturia inaequalis* (Cooke) G. Winter на листьях и плодах *Malus domestica* Borkh.

Для хвойных растений наиболее часто встречающимися и вредоносными видами оказались возбудители отмирания хвои *Cyclaneusma minus* (Butin) DiCosmo, Peredo et Minter, *Diplodia sapinea* (Fr.) Fuckel [= *Sphaeropsis sapinea* (Fr.) Dyko et B. Sutton], *Lophodermium pinastri* (Schrad.) Chevall. и *Truncatella hartigii* (Tubef) Steyaert [= *Pestalotia hartigii* Tubef], отмеченные на соснах (*Pinus nigra* ssp. *pallasiana*), и возбудитель отмирания побегов *Gremmeniella abietina* (Lagerb.) M. Morelet, отмеченный преимущественно на елях (*Picea abies* (L.) H. Karst. и *P. pungens* Engelm.).

Для косточковых плодовых растений (виды *Prunus* s. l.) наиболее вредоносны возбудители коккомикоза (*Blumeriella jaapii* (Rehm) Arx [= *Coccomyces hiemalis* B.B. Higgins]), монилиоза (*Monilinia laxa* (Aderh. et Ruhland) Honey), дырчатой пятнистости (*Wilsonomyces carpophilus* (Lév.) Adask., J. M. Ogawa et E. E. Butler, *Clasterosporium carpophilum* (Lév.) Aderh., *Stigmia carpophila* (Lév.) M.B. Ellis), серой (*Botrytis cinerea* Pers.) и бурой гнили (*Monilinia fructigena* Honey).

Для малины и ежевики наиболее вредоносны возбудители пятнистости – *Sphaerulina westendorpii* Verkley, Quaedvlieg et Crous [= *Septoria rubi* Westend.], *Mycosphaerella rubi* Roark), отмирания побегов – *Apioporthella vepris* (Lacroix) M. E. Barr [= *Phomopsis vepris* (Sacc.) Höhn.] и ржавчинные грибы *Phragmidium bulbosum* (Strauss) Schlecht., *Ph. rubi-idaei* (DC.) P. Karst. и *Ph. violaceum* (Schultz) G. Winter.

Древесные бобовые (Fabaceae) особенно страдают от некротрофных грибов, вызывающих отмирания побегов; среди них следует отметить: *Camarosporidiella mackenziei* Wanas., Bulgakov et K. D. Hyde, *Diaporthe caraganae* Jacz. [= *Phomopsis caraganae* Bondartsev] и *Stromatonectria caraganae* (Höhn.) Jaklitsch et Voglmayr [= *Cryphonectria caraganae* (Höhn.) Sacc. et D. Sacc., *Endothia caraganae* (Höhn.) Merezko] на ветвях *Caragana arborescens* Lam.; *Diaporthe oncostoma* (Duby) Fuckel [= *Phomopsis oncostoma* (Thüm.) Höhn.] и *Camarosporidiella robiniicola* (Wijayaw., Camporesi et K. D. Hyde) Wijayaw., Camporesi et K. D. Hyde) Wijayaw., Wanas. et K. D. Hyde [= *Camarosporium robiniicola* Wijayaw., Camporesi et K. D. Hyde] на ветвях *Robinia pseudoacacia* L.; *Camarosporidiella laburni* (Pers.) Wanas., Bulgakov, Camporesi et K. D. Hyde на ветвях *Laburnum anagyroides* L.

По итогам сезона 2017 г. фитопатогенные микромицеты обнаружены на 73 видах высших растений из 38 родов и 20 семейств покрытосеменных растений класса Двудольные (Magnoliopsida) отдела Magnoliophyta и 2 семейств класса Хвойные (Pinopsida) отдела Pinophyta. Выявлено, что наибольшее количество видов паразитических грибов ассоциировано с растениями из семейства *Rosaceae* (33 вида), что составляет 23 % от общего количества обнаруженных видов. Как показали наблюдения, на древесных интродуцентах отмечено в среднем встречается меньше фитопатогенов, чем на аборигенных деревьях и кустарниках (типичных для лесов горного Крыма), однако состояние интродуцентов обычно хуже из-за более высокой вредоносности их патогенов. Наиболее устойчивой можно считать гледичию (*Gleditsia triacanthos*), которая практически не поражается грибами.

Необходим дальнейший мониторинг микобиоты парка для уточнения распространения и вредоносности выявленных фитопатогенных грибов.

Литература

Бондаренко-Борисова И. В., Булгаков Т. С. Современные сведения о мучнисторосяных грибах, поражающих древесные растения в условиях Северного Приазовья (Донецкая и Ростовская обл.) // Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: Матер. Всеросс. конф. с межд. участием (Москва, 18–22 апреля 2016 г.). Красноярск: ИЛ СО РАН, 2016. С. 37–38.

Булгаков Т. С. Грибные паразиты конского каштана (*Aesculus hippocastanum* L.) в Ростовской области // Матер. I (IX) Междунар. конф. молодых ботаников в Санкт-Петербурге (21–26 мая 2006 г.). СПб.: Изд-во ГЭТУ, 2006. С. 288.

Гелюта В. П., Войтюк С. О. *Uncinula flexuosa* Peck – новый для Украины вид инвазийного борошнисторосяного гриба (Erysiphales) // Український ботанічний журнал. 2004. Т. 61, № 5. Р. 17–25.

Braun U., Takamatsu S., Heluta V., Limkaisang S., Divarangkoon R., Cook R., Boyle H., Phylogeny and taxonomy of powdery mildew fungi of *Erysiphe* sect. *Uncinula* on *Carpinus* species // Mycological Progress. 2006. Vol. 5, № 3. Р. 139–153.

Index Fungorum [электронный ресурс]. 2003. Режим доступа: <http://www.indexfungorum.org> [веб-сайт, версия 1.00] / (дата обращения: 20.03.2018).

Mycobank [электронный ресурс]. 2004. Режим доступа: <http://www.mycobank.org> [веб-сайт] / (дата обращения: 20.03.2018).

Sezer A., Dolar F. S., Lucas S. J., Köse Ç., Gümüş, E. First report of the recently introduced, destructive powdery mildew *Erysiphe corylacearum* on hazelnut in Turkey. Phytoparasitica. 2017. Vol. 45, № 4. Р. 577–581.

The Plant List [электронный ресурс]. 2013. Режим доступа к сайту: <http://www.theplantlist.org> [веб-сайт, версия 1.1] / (дата обращения: 20.03.2018).

ПАЗАРИТИЧЕСКАЯ ФИТОТРОФНАЯ МИКОБИОТА ПАМЯТНИКА ПРИРОДЫ «УРОЧИЩЕ КАРАСУ-БАШИ» (РЕСПУБЛИКА КРЫМ)

Присянникова И. Б., Кравчук Е. А., Репецкая А. И., Кадочникова В. И.

Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского,
aphanisomenon@mail.ru, disa005@mail.ru

Грибы-паразиты растений являются неотъемлемой частью биоценозов, выполняя в них важную регуляторную функцию. Учитывая тот факт, что для каждого флористического района типична своя паразитическая микобиота, которая меняется благодаря миграциям грибов, становится необходимым проведение периодических обследований конкретных территорий с целью выявления новых или малоизученных возбудителей болезней растений. Особо охраняемые природные территории в этом отношении заслуживают повышенного внимания, поскольку слабонарушенные растительные сообщества заказников и природных парков могут служить эталоном природных биоценозов. В последние годы авторами статьи начаты детальные исследования микологического состава охраняемых территорий Предгорной зоны Крыма, которые являются наименее изученными в микологическом отношении.

Памятник природы «Урочище Карасу-Баши» (категория МСОП III, площадь – 24 га), расположен между селами Карасевка и Головановка Белогорского района (Республика Крым, Россия). Первоначально данный объект ООПТ охранялся с 1960 года как гидрологический памятник

природы; с 1975 года он был преобразован в памятник природы государственного значения, а с 2015 года – в памятник природы регионального значения «Урочище Карасу-Баши» (рис. 1). На его территории находится одноименный, самый крупный в Крыму, карстовый источник. Он располагается в северо-восточном подъяйлинском ландшафте между горами Таз-Тау и Баши на стыке верхнеюрских известняков, меловых глин и конгломератов у склона горного плато Караби-яйла. Одноименный источник Карасу-Баши, питающий реку Бююк-Карасу, в период сильных паводков выбрасывает воду из пещеры Суучханкоба, образуя водопад высотой около 3 метров. Источник расположен в глухом ущелье. Примечательно, что по склонам ущелья бьют и сочатся многочисленные родники, называемые грифонами, а дебет воды в ущелье в среднем составляет 200 л/с, в засушливый период он снижается до 16 л/с (Ена и др., 2004). Источник не пересыхает и не замерзает. Температура воды в течение года колеблется в пределах от +9 до +11 °С. В настоящее время – это режимный объект с водозаборной зоной «Исток»; здесь же находится насосная станция, которая подает воду в Белогорский район.



Рис. 1. Картограмма памятника природы «Урочище Карасу-Баши» Белогорского района Республики Крым

Территория заповедного урочища покрыта дубово-грабовым лесом (рис. 2). В природном растительном покрове памятника природы на карбонатных черноземах сочетаются остатки луговых и петрофитных степей, лесные и кустарниковые сообщества, представленные *Quercus pubescens* Willd., *Carpinus orientalis* Miller., *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe, *Fraxinus excelsior* L., *Viburnum lantana* L. Из других древесно-кустарниковых пород на территории памятника природы «Урочище Карасу-Баши» встречаются: *Cotinus coggygria* Scop., *Paliurus spina-christi* Mill., *Pyrus communis* L., *Pyrus elaeagnifolia* Pall., *Frangula alnus* Mill., *Prunus spinosa* L., *Jasminum fruticans* L. и др. Подлесок представлен видами рода *Crataegus* L., *Rosa canina* L., *Cornus sanguinea* subsp. *australis* (C. A. Mey.) Jáv., *Berberis vulgaris* L., *Cornus mas* L. и др. Изредка в составе кустарникового яруса встречаются *Rhamnus cathartica* L., *Ligustrum vulgare* L., *Euonymus verrucosus* Scop. и *E. europaeus* L. Большим количеством видов представлены эфемеры (виды рода *Aegilops*, *Bromus*, *Hordeum*, *Helianthemum* и др.) и эфемероиды (*Galanthus plicatus* M. Bieb., *Scilla bifolia* L., *Corydalis paczoskii* N. Busch и др.).

Обезлесенные вершины скал урочища между дубово-грабовым лесом заняты остепненными полянами небольшого размера (от 50 до 100 кв. м). Основу травостоя полян составляют ксерофильные полукустарнички и разнотравье, состоящее из видов родов: *Thymus* L., *Achillea* L., *Euphorbia* L., *Stipa* L., *Cerastium* L., *Festuca* L., *Koeleria* Pers., *Agropyron* Gaertn., *Geranium sanguineum* L., *Dianthus capitatus* J.St.-Hil., *Salvia nemorosa* L., *Poa angustifolia* L., *Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng, и др. Здесь также встречаются виды, занесенные в Красную книгу Крыма: представители семейства Orchidaceae – *Platanthera chlorantha* (Custer) Rchb., *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce и *C. rubra* (L.) Rich., виды рода *Orchis* Tourm. ex L. и др. (Красная книга Республики Крым, 2015). Микологические исследования фитотрофной паразитической микобиоты на территории данного памятника природы ранее не проводились.



А



Б

Рис. 2. Памятник природы «Урочище Карасу-Баши»: А – источник Карасу-Баши; Б – вид на ущелье

Целью нашей работы явилось изучение видового состава фитотрофных паразитических микромицетов памятника природы «Урочище Карасу-Баши». Сбор гербарных образцов паразитических грибов растений производился в течение вегетационного сезона 2017 года детально-маршрутным методом в растительных сообществах памятника природы. Микологическое обследование территории с отбором образцов зараженных видов растений осуществлялось регулярно, один раз в месяц на протяжении вегетационного сезона. Собранный гербарий обрабатывался по общепринятой методике (Основные методы..., 1974). Образцы паразитических грибов на питающих растениях гербаризировали с составлением стандартных этикеток. Идентификацию образцов грибов на питающих растениях проводили стандартным методом с помощью общепринятых определителей (Гелюта, 1989, Журавлев и др., 1979, Каратыгин, Азбукина, 1989; Купревич, Ульянищев, 1975, Ульянищев, 1978). Названия паразитических грибов и сокращения авторов приведены в соответствии с международной сводкой «Index Fungorum» (<http://www.indexfungorum.org>); видовые названия питающих растений представлены в соответствии с сайтом The Plant List (<http://www.theplantlist.org>).

В результате проведенных исследований были зафиксированы 27 видов из 13 родов и 7 порядков паразитических грибов, относящихся к 2-м отделам. Доминирующим по количеству родов является отдел Basidiomycota – 7 родов и 20 видов (54 % и 74 % от общего количества родов и видов, соответственно), второе место занимает отдел Ascomycota – 6 родов и 7 видов (46 % и 26 %). Для каждого вида отмечался показатель обилия по шкале Гааса: 5 – всюду часто; 4 – во многих местах; 3 – неравномерно, рассеянно; 2 – очень рассеянно; 1 – единично; (+) – только в одном месте (один экземпляр или одна группа, скопление) (Леонтьев, 2008). Видовой состав фитотрофных паразитических микромицетов памятника природы приведен в указанном ниже списке:

Царство Fungi, отдел Ascomycota, подотдел Pezizomycotina, класс Leotiomycetes, пор. Erysiphales, сем. Erysiphaceae: *Erysiphe alphitoides* (Griffon & Maubl.) U. Braun & S. Takam. (3), *E. pisi* DC. (+), *Pseudoidium* Y. S. Paul et J. N. Kapoor. (+), *Phyllactinia fraxini* (DC.) Fuss (2), *Ph. guttata* (Wallr.) Lev. (3).

Пор. Helotiales, сем. Dermateaceae: *Diplocarpon rosae* F.A. Wolf (+).

Класс Sordariomycetes, пор. Phyllachorales, сем. Phyllachoraceae: *Polystigma rubrum* (Pers.) DC. (+).

Пор. Glomerellales, сем. Glomerellaceae: *Colletotrichum trichellum* (Fr.) Duke (1).

Отдел Basidiomycota, подотдел Pucciniomycotina, класс Pucciniomycetes, пор. Pucciniales, сем. Pucciniaceae:

Puccinia brachypodii G.H. Otth (+), *P. cesatii* J. Schrot. (+), *P. dentariae* (Alb. & Schwein.) Fuckel (+), *P. graminis* Pers. (1), *P. dictyoderma* Lindr. (+), *P. liliacearum* Duby (+), *P. malvacearum* Bertero ex Mont. (+), *P. vincae* (DC.) Berk. (+), *P. falcariae* Fuckel. (3), *P. porri* (Sowerby) G. Winter. (+), *P. pulverulenta* Grev. (+), *P. tanacetii* DC. (+), *Uromyces muscari* Lev. (+), *U. pisi-sativi* (Pers.) Liro (2).

Сем. Melampsoraceae: *Melampsora populnea* (Pers.) P. Karst. (+).

Сем. Phragmidiaceae: *Phragmidium violaceum* (Schultz) G. Winter (+), *Ph. mucronatum* (Pers.) Schltdl. (+).

Подотдел Ustilaginomycotina, класс Ustilaginomycetes, поп. Urocystidales, сем. Urocystidaceae: *Melanustilospora ari* (Cooke) Denchev (+).

Поп. Ustilaginales, сем. Anthracoideaceae: *Anthracoidea heterospora* (B. Lindeb.) Kukkonen (2), *Schizonella melanogramma* (DC.) J. Schröt. (2).

Так, например, согласно грациям шкалы Гааса мучнисторосяной гриб *Phyllactinia guttata* и ржавчинный гриб *Puccinia falcariae* встречался неравномерно, рассеянно; ржавчинный гриб *Uromyces pisi-sativi*, головневые грибы *Anthracoidea heterospora*, *Schizonella melanogramma* – очень рассеяно, а мучнисторосяной гриб *Erysiphe pisi* – единично.

Обнаруженные нами виды грибов зарегистрированы на представителях 22 семейств покрытосеменных растений, преимущественно класса Двудольные (Magnoliopsida) – 17 семейств; класс Однодольные (Liliopsida) представлен пятью семействами – Rosaceae, Asparagaceae, Araceae, Amaryllidaceae и Cyperaceae. Наибольшее количество обнаруженных видов грибов приходится на семейство Rosaceae – 19 %, немного меньше – Poaceae – 14 %; на остальные семейства высших растений приходится от 5 до 10 %. В целом нами выявлено, что паразитические грибы памятника природы были обнаружены на 32 видах питающих растений.

Представители семейств Rosaceae и Poaceae играют большую роль в сложении растительных сообществ заповедного урочища, и как показали наши исследования, этим семействам сопутствует и значительное видовое разнообразие паразитических фитотрофных микромицетов, консортивно связанных с растениями-хозяевами. Проведенные нами микологические исследования по выявлению видового состава паразитической микобиоты памятника природы «Урочище Карасу-Баши» имеют теоретическое значение для познания процессов миграции грибов в пределах природных зон Крымского полуострова.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и Совета Министров Республики Крым в рамках научного проекта № 17-44-92015.

Литература

Гелюта В. П. Флора грибов Украины. Мучнисторосяные грибы / Отв. ред. А. И. Дудка. АН УССР. Ин-т ботаники им. Н. Г. Холодного. К.: Наук. думка, 1989. 256 с.

Ена В. Г., Ена Ал. В., Ена Ан. В. Заповедные ландшафты Тавриды. Симферополь: Изд-во Бизнес-Информ, 2004. 424 с.

Журавлев И. И., Селиванова Т. Н., Черемисинов Н. А. Определитель грибных болезней деревьев и кустарников: Справочник. М.: Лесная пром-сть, 1979. 191 с.

Каратыгин И. В., Азбукина З. М. Семейство Устилаговые. Определитель грибов СССР. Порядок Головневые. Л.: Изд-во Наука, 1989. Вып. 1. 220 с.

Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы / Отв. ред. А. В. Ена и А. В. Фатерыга. Симферополь: ООО «ИТ «АРИАЛ», 2015. 480 с.

Купревич В. Ф., Ульянищев В. И. Определитель ржавчинных грибов СССР. Минск: Наука и техника, 1975. Ч. 1. 485 с.

Леонтьев Д. В. Флористический анализ в микологии: учебник для студентов высших учебных заведений. Харьков, 2008. 110 с.

Основные методы фитопатологических исследований / Под ред. А. Е. Чумакова. М.: Колос, 1974. 191 с.

Ульянищев В. И. Определитель ржавчинных грибов СССР. Минск: Наука и техника, 1978. Ч. 2. 383 с.

Index Fungorum [электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.indexfungorum.org> (дата обращения: 10.02.2018).

The Plant List [электронный ресурс]. Режим доступа к сайту: <http://www.theplantlist.org> (дата обращения: 10.02.2018).

ДОМИНАНТНАЯ СТРУКТУРА ЭПИФИТНОЙ ЛИХЕНОБИОТЫ КЕДРА СИБИРСКОГО И ЛИСТВЕННИЦЫ ДАУРСКОЙ В СОХОНДИНСКОМ БИОСФЕРНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Пчелкин А. В.

Институт географии РАН, pchelkin@igras.ru

Заповедник площадью 210988 га расположен в горном массиве Сохондо высокогорной части Хэнтэй-Чикойского нагорья. Климат заповедника резко континентальный, зимой – с сибирским антициклоном, весна – теплая и засушливая. Летом характерен тихоокеанский муссон с ливнями в июле-августе. Среднегодовая температура – 2,9 °С. Для заповедника характерны вертикальные пояса растительности: степной (до 1106 м); лесной светлохвойно-таежный (до 1620 м) с лиственницей и сосной; лесной темнохвойно-таежный (до 1940 м) с кедром, пихтой и елью; высокогорный луговинно-стланиковый (до 2114 м) с кедровым стлаником; высокогорный гольцово-тундровый. В заповеднике доминируют лиственничники разнотравно-злаковые. В темнохвойном поясе много кедровников. В нижних частях речных долин произрастают тополевые леса с подлеском из курильского чая, в верхней – распространены кедрово-лиственничные редколесья. На гребнях отрогов Сохондо произрастают лиственничные редколесья с подлеском из кедрового стланика, багульника, даурского рододендрона, шикши, сибирского можжевельника. Наши обследования эпифитных лишайников проводились на лиственнице даурской и сибирском кедре в бассейне рек Агуца, Ингода, Ашаглей, Берея, Шерген-Добан, Буреча, Енда, Сопкаян, Букукун (Инсаров, Пчелкин, 1989). Количественные исследования эпифитной лихенобиоты Сохондинского заповедника были проведены с использованием метода линейных пересечений, показавшего большую точность при измерении лишайников кустистой жизненной формы. Измерения эпифитных лишайников проводились на кедре сибирском и даурской лиственнице на высоте 1,5 м от комля. Метод линейных пересечений, по сравнению с методами измерения площадей, при одинаковом объеме выборки фиксирует меньшее число видов. Поэтому в список прежде всего попадают доминирующие виды. Вычислялись выборочные оценки (B) и оценки границ односторонних доверительных интервалов (B_{\min}) и (B_{\max}) для общей встречаемости лишайников и отдельно по видам, а также оценки линейного проективного покрытия (Π) и их ошибки (σ_{Π}). Доверительная вероятность, использованная при оценке границ односторонних доверительных интервалов для встречаемости видов: 0,95. Вычисление проводилось до 0,1. Если количественный показатель был $< 0,1$, то он отмечался, как 0,0.

Лихенобиота кедра сибирского была обследована на 3 пробных площадях (15 деревьев). Общее среднее для всех пробных площадей: $B_{\min} = 81,0$; $B = 100,0$; $B_{\max} = 100,0$; $\Pi = 2,7$; $\sigma_{\Pi} = 1,2$. Отмечены следующие виды: *Alectoria ochroleuca* ($B_{\min} = 0,0$; $B = 6,7$; $B_{\max} = 28,0$; $\Pi = 0,1$; $\sigma_{\Pi} = 0,1$), *Bryoria furcellata* ($B_{\min} = 5,0$; $B = 20,0$; $B_{\max} = 44,0$; $\Pi = 0,2$; $\sigma_{\Pi} = 0,2$), *Bryoria nadvornikiana* ($B_{\min} = 2,0$; $B = 13,3$; $B_{\max} = 37,0$; $\Pi = 0,2$; $\sigma_{\Pi} = 0,1$), *Bryoria simplicior* ($B_{\min} = 5,0$; $B = 20,0$; $B_{\max} = 44,0$; $\Pi = 0,2$; $\sigma_{\Pi} = 0,1$), *Vulpicida pinastri* ($B_{\min} = 9,0$; $B = 26,7$; $B_{\max} = 52,0$; $\Pi = 0,0$; $\sigma_{\Pi} = 0,0$), *Evernia mesomorpha* ($B_{\min} = 24,0$; $B = 46,7$; $B_{\max} = 71,0$; $\Pi = 0,3$; $\sigma_{\Pi} = 0,1$), *Hypogymnia austrodes* ($B_{\min} = 0,0$; $B = 6,7$; $B_{\max} = 28,0$; $\Pi = 0,5$; $\sigma_{\Pi} = 0,5$), *Hypogymnia bitteri* ($B_{\min} = 29,0$; $B = 53,3$; $B_{\max} = 76,0$; $\Pi = 0,7$; $\sigma_{\Pi} = 0,3$), *Hypogymnia vittata* ($B_{\min} = 2,0$; $B = 13,3$; $B_{\max} = 37,0$; $\Pi = 0,1$; $\sigma_{\Pi} = 0,0$), *Lecanora symmicta* ($B_{\min} = 0,0$; $B = 6,7$; $B_{\max} = 28,0$; $\Pi = 0,0$; $\sigma_{\Pi} = 0,0$), *Melanohalea olivacea* ($B_{\min} = 0,0$; $B = 6,7$; $B_{\max} = 28,0$; $\Pi = 0,1$; $\sigma_{\Pi} = 0,1$), *Parmelia sulcata* ($B_{\min} = 0,2$; $B = 13,3$; $B_{\max} = 37,0$; $\Pi = 0,1$; $\sigma_{\Pi} = 0,1$), *Imshaugia aleurites* ($B_{\min} = 5,0$; $B = 20,0$; $B_{\max} = 44,0$; $\Pi = 0,2$; $\sigma_{\Pi} = 0,1$), *Usnea subfloridana* ($B_{\min} = 2,0$; $B = 13,3$; $B_{\max} = 37,0$; $\Pi = 0,0$; $\sigma_{\Pi} = 0,0$), *Usnea lapponica* var. *sibirica* ($B_{\min} = 0,0$; $B = 6,7$; $B_{\max} = 28,0$; $\Pi = 0,0$; $\sigma_{\Pi} = 0,0$), *Usnea hirta* ($B_{\min} = 0,0$; $B = 6,7$; $B_{\max} = 28,0$; $\Pi = 0,5$; $\sigma_{\Pi} = 0,5$).

На лиственнице даурской общие средние значения измерений по 13 пробным площадям и 88 деревьям: ($B_{\min} = 65,0$; $B = 100,0$; $B_{\max} = 100,0$; $\Pi = 3,0$; $\sigma_{\Pi} = 0,9$). Отмечены следующие виды: *Sarea difformis* ($B_{\min} = 0,6$; $B = 2,3$; $B_{\max} = 7,9$; $\Pi = 0,0$; $\sigma_{\Pi} = 0,0$), *Bryoria furcellata* ($B_{\min} = 0,8$; $B = 13,6$; $B_{\max} = 22,3$; $\Pi = 0,2$; $\sigma_{\Pi} = 0,1$), *Bryoria fuscescens* ($B_{\min} = 1,2$; $B = 3,4$; $B_{\max} = 9,5$; $\Pi = 0,1$; $\sigma_{\Pi} = 0,1$), *Bryoria lanestris* ($B_{\min} = 5,5$; $B = 10,2$; $B_{\max} = 18,3$; $\Pi = 0,4$; $\sigma_{\Pi} = 0,3$), *Bryoria nadvornikiana* ($B_{\min} = 1,2$; $B = 3,4$; $B_{\max} = 9,5$; $\Pi = 0,1$; $\sigma_{\Pi} = 0,1$), *Bryoria simplicior* ($B_{\min} = 22,0$; $B = 30,7$; $B_{\max} = 41,0$; $\Pi = 1,0$; $\sigma_{\Pi} = 0,4$), *Tuckermannopsis ciliaris* ($B_{\min} = 0,2$; $B = 1,1$; $B_{\max} = 6,2$; $\Pi = 0,0$; $\sigma_{\Pi} = 0,0$), *Vulpicida pinastri* ($B_{\min} = 3,2$; $B = 6,8$; $B_{\max} = 14,1$; $\Pi = 0,0$; $\sigma_{\Pi} = 0,0$), *Evernia esorediosa* ($B_{\min} = 7,1$; $B = 12,5$; $B_{\max} = 21,0$;

$\Pi = 0,1$; $\sigma_{\Pi} = 0,1$), *Evernia mesomorpha* ($B_{\min} = 12,4$; $B = 19,3$; $B_{\max} = 28,8$; $\Pi = 0,2$; $\sigma_{\Pi} = 0,1$), *Hypocenomyce scalaris* ($B_{\min} = 3,9$; $B = 8,0$; $B_{\max} = 15,5$; $\Pi = 0,0$; $\sigma_{\Pi} = 0,0$), *Hypogymnia austerodes* ($B_{\min} = 0,2$; $B = 1,1$; $B_{\max} = 6,2$; $\Pi = 0,0$; $\sigma_{\Pi} = 0,0$), *Hypogymnia bitteri* ($B_{\min} = 22,0$; $B = 30,7$; $B_{\max} = 41,0$; $\Pi = 0,6$; $\sigma_{\Pi} = 0,3$), *Hypogymnia vittata* ($B_{\min} = 1,8$; $B = 4,5$; $B_{\max} = 11,1$; $\Pi = 0,0$; $\sigma_{\Pi} = 0,0$), *Lecanora albellula* ($B_{\min} = 1,2$; $B = 3,4$; $B_{\max} = 9,5$; $\Pi = 0,0$; $\sigma_{\Pi} = 0,0$), *Lecanora symmicta* ($B_{\min} = 8,0$; $B = 13,6$; $B_{\max} = 22,3$; $\Pi = 0,1$; $\sigma_{\Pi} = 0,0$), *Trapeliopsis granulosa* ($B_{\min} = 0,2$; $B = 1,1$; $B_{\max} = 6,2$; $\Pi = 0,0$; $\sigma_{\Pi} = 0,0$), *Biatorea helvola* ($B_{\min} = 0,2$; $B = 1,1$; $B_{\max} = 6,2$; $\Pi = 0,0$; $\sigma_{\Pi} = 0,0$), *Melanohalea olivacea* ($B_{\min} = 1,8$; $B = 4,5$; $B_{\max} = 11,1$; $\Pi = 0,0$; $\sigma_{\Pi} = 0,0$), *Parmelia sulcata* ($B_{\min} = 1,8$; $B = 4,5$; $B_{\max} = 11,1$; $\Pi = 0,0$; $\sigma_{\Pi} = 0,0$), *Imshaugia aleurites* ($B_{\min} = 3,9$; $B = 8,0$; $B_{\max} = 15,5$; $\Pi = 0,0$; $\sigma_{\Pi} = 0,0$), *Physcia tribacia* ($B_{\min} = 0,2$; $B = 1,1$; $B_{\max} = 6,2$; $\Pi = 0,0$; $\sigma_{\Pi} = 0,0$), *Rinodina sibirica* ($B_{\min} = 1,8$; $B = 4,5$; $B_{\max} = 11,1$; $\Pi = 0,0$; $\sigma_{\Pi} = 0,0$), *Usnea cavernosa* ($B_{\min} = 0,2$; $B = 1,1$; $B_{\max} = 6,2$; $\Pi = 0,0$; $\sigma_{\Pi} = 0,0$), *Usnea subfloridana* ($B_{\min} = 3,9$; $B = 8,0$; $B_{\max} = 15,5$; $\Pi = 0,0$; $\sigma_{\Pi} = 0,0$), *Usnea glabrescens* ($B_{\min} = 1,2$; $B = 3,4$; $B_{\max} = 9,5$; $\Pi = 0,1$; $\sigma_{\Pi} = 0,0$), *Hypogymnia physodes* ($B_{\min} = 0,2$; $B = 1,1$; $B_{\max} = 6,2$; $\Pi = 0,0$; $\sigma_{\Pi} = 0,0$).

Полученные значения количественных показателей эпифитной лишенобиоты (включая некоторые эпигейные виды, в горных условиях часто переходящих на другой субстрат, например, *Alectoria ochroleuca*, и некоторых нелихенизированных грибов (*Sarea difformis*) можно рассматривать, как основу для фонового мониторинга для наблюдения за динамикой изменения лишенобиоты под воздействием климатических и антропогенных трендов на базе Сохондинского государственного биосферного заповедника.

Расчеты выполнены в рамках темы № 77 Фундаментальных Научных Исследований государственных академий наук на 2013–2020 гг.: «Физические и химические процессы в атмосфере, криосфере и на поверхности Земли, механизмы формирования и современные изменения климата, ландшафтов, оледенения и многолетнемерзлых грунтов в части 77.1: Решение фундаментальных проблем анализа и прогноза состояния климатической системы Земли».

К МИКОБИОТЕ ЖИМОЛОСТИ В КАЗАХСТАНЕ (МИКРОМИЦЕТЫ)

Рахимова Е. В., Ермекова Б. Д., Кызметова Л. А., Асылбек А. М.

Институт ботаники и фитоинтродукции, evrakhim@mail.ru

Род *Lonicera* включает около 200 видов, распространенных преимущественно в умеренной зоне Северного полушария, в Казахстане насчитывается 22 вида с двумя эндемиками: *L. iliensis* Rojark. (бассейн р. Или), *L. karataviensis* Pavl. (хр. Каратау) (Байтенов, 2001). Виды жимолости участвуют в сложении подлеска в горных лесах Алтая и Тянь-Шаня или кустарникового пояса в пустынных низкогорьях Казахстана.

Дикорастущие виды жимолости представляют фонд исключительной ценности для селекционных работ. На территории Казахстана особо перспективна для создания новых сортов жимолость алтайская или барбарика (*Lonicera altaica* Pall.).

Материалом для работы послужили собственные сборы авторов, а также гербарные образцы, хранящиеся в Гербарии Института (АА). При выявлении видового разнообразия грибов, обитающих на жимолости, особое внимание уделялось патогенной составляющей микобиоты.

В результате проведенных исследований и обобщения литературных данных составлен таксономический список из 53 видов грибов-микромикетов из 40 родов, обитающих на видах жимолости в Казахстане. В списке использована система Ainsworth and Bisby's dictionary of the fungi (2001). Названия питающих растений приведены в соответствии с определителем растений on-line (www.plantarium.ru), названия грибных таксонов – с базой данных Index Fungorum (2018).

Царство *Fungi*
Подцарство *Ascomycota*
Класс *Ascomycetes*
Подкласс *Dothideomycetidae*
Порядок *Dothideales*
Genera insertae sedis

Teichospora ignavis (De Not.) P. Karst. (*Strickeria ignavis* (De Not.) G. Winter) – на *Lonicera* sp.

Порядок *Pleosporales*
 Семейство *Leptosphaeriaceae*
Leptosphaeria caprifolii Brunaud – на *Lonicera karelinii* Bunge ex P. Kir., *L. tatarica* L.
Leptosphaeria lonicerina (P. Karst.) L. Holm – на *Lonicera* sp.
 Семейство *Lophiostomataceae*
Cilioplea kansensis (Ellis & Everh.) Crivelli – на *Lonicera nummulariifolia* Jaub. & Spach.
 Семейство *Pleosporaceae*
Pleospora pleosphaerioides Wehm. – на *Lonicera* sp.
 Семейство *Venturiaceae*
Lasiobotrys loniceriae (Fr.) Kunze – на *Lonicera altaica* Pall., *L. karelinii*, *L. microphylla* Willd. ex Schult., *L. nummulariifolia*, *L. stenantha* Pojark., *L. tatarica* L., *L. tianschanica* Pojark., *Lonicera* sp.
 Подкласс *Erysiphomycetidae*
 Порядок *Erysiphales*
 Семейство *Erysiphaceae*
Microsphaera loniceriae G. Winter var. *ehrenbergii* U. Braun – на *Lonicera altaica*, *L. altmannii* Regel & Schmalh., *L. hispida* Pall. ex Roem. & Schult., *L. karelinii*, *L. nummulariifolia*, *L. tatarica*, *Lonicera* sp.
Microsphaera magnusii S. Blumer. – на *Lonicera stenantha*.
 Подкласс *Leotiomycetidae*
 Порядок *Helotiales*
 Семейство *Hyaloscyphaceae*
Trichopezizella barbata (Kunze ex Fr.) Raitv. (*Dasyscyphus barbatus* (Kunze) Masee) – на *Lonicera altaica*.
 Порядок *Rhytismatales*
 Семейство *Rhytismataceae*
Rhytisma loniceriae Henn. – на *Lonicera hispida*, *L. karelinii*, *L. korolkowii* Stapf., *L. tatarica*.
Propolis farinosa (Pers.) Fr. – на *Lonicera* sp.
 Подкласс *Pezizomycetidae*
 Порядок *Pezizales*
 Семейство *Nectriaceae*
Nectria cinnabarina (Tode) Fr. – на *Lonicera stenantha*, *Lonicera* sp.
 Подкласс *Sordariomycetidae*
 Порядок *Sordariales*
 Семейство *Coniochaetaceae*
Coniochaeta ligniaria (Grev.) Masee – на *Lonicera tatarica* var *morrowii* (A. Gray) Q. E. Yang, Landrein, Borosova & J. Osborne.
 Порядок *Xylariales*
 Семейство *Amphisphaeriaceae*
Amphisphaerella xylostei (Pers.) Rulamort – на *Lonicera tatarica*, *Lonicera* sp.
 Семейство *Diatrypaceae*
Diatrype stigma (Hoffm.) Fr. – на *Lonicera* sp.
 Семейство *Xylariaceae*
Rosellinia etrusca Fabre – на *Lonicera nummulariifolia*, *Lonicera* sp.
 Genera *Insertae Sedis*
Julella vitrispora (Cooke & Harkn.) M.E. Barr – на *Lonicera humilis* Kar. & Kir.
Melomastia mastoidea (Fr.) J. Schröt. – на *Lonicera stenantha*.
Strickeria patellaris (P. Karst.) Kuntze – на *Lonicera nummulariifolia*, *Lonicera* sp.
 Подцарство *Basidiomycota*,
 Класс *Urediniomycetes*
 Порядок *Uredinales*
 Семейство *Pucciniaceae*
Puccinia festucae Plowr. – на *Lonicera alberti* Regel, *L. caerulea* L., *L. humilis*, *L. karelinii*, *L. pallasii* Ledeb., *L. stenantha*, *L. tatarica*, *Lonicera* sp.

Puccinia longirostris Kom. – на *Lonicera altmannii*, *L. hispida*, *L. humilis*, *L. karelinii*, *L. olgae* Regel & Schmalh., *L. tatarica*, *Lonicera* sp.

Класс *Hyphomycetes*

Cladosporium trichophilum H.C. Greene – на *Lonicera altmannii*, *L. stenantha*, *L. tatarica*.

Coniothecium phyllophilum Desm. – на *Lonicera* sp.

Fusicladium lonicerae Vassiyag. – на *Lonicera karelinii*, *L. tatarica*.

Penicillium implicatum Biourge. – на *Lonicera tatarica*.

Ramularia lonicerae Voglino – на *Lonicera tatarica*, *Lonicera* sp.

Torula antiqua Corda – на *Lonicera tatarica*.

Tubercularia sarmentorum Fr. – на *Lonicera stenantha*.

Класс *Coelomycetes*

Ascochyta sarmenticia Sacc. – на *Lonicera tatarica*.

Ascochytilina deflectens (P. Karst.) Petr. – на *Lonicera tatarica*.

Camarosporium xylostei Sacc. – на *Lonicera humilis*.

Camarosporium polymorphum (De Not.) Sacc. – на *Lonicera semenovii* Regel.

Coniothecium phyllophilum Desm. – на *Lonicera zaravschanica* (Rehder) Pojark.

Coniothyrium olivaceum Bonord. – на *Lonicera hispida*.

Cytospora lonicerae Grove. – на *Lonicera altmannii*, *L. nummulariifolia*.

Diplodina tianschanica Byzova – на *Lonicera tianschanica*.

Diplodina tatarica Allesch. – на *Lonicera tatarica*.

Hendersonia periclymeni Oudem. – на *Lonicera tatarica*.

Kabatia mirabilis Bubak – на *Lonicera altaica*, *L. stenantha*, *L. tatarica*.

Kabatia persica (Petr.) B. Sutton – на *Lonicera nummulariifolia*, *Lonicera* sp.

Kabatia periclymeni (Desm.) M. Morelet – на *Lonicera altaica*, *L. nummulariifolia*, *L. stenantha*, *Lonicera tatarica*., *Lonicera* sp.

Marssonina lonicerae (Harkn.) Magnus – на *Lonicera altaica*, *L. hispida*, *L. stenantha*, *L. tatarica*, *Lonicera* sp.

Marssonina staritzii (Bress.) Magnus – на *Lonicera tatarica*, *Lonicera* sp.

Melasmia lonicerae Jacz. – на *Lonicera altaica*, *L. karelinii*.

Microdiplodia ascochytila (Sacc.) Allesch. – на *Lonicera hispida*, *L. tatarica*.

Phoma minutula Sacc. – на *Lonicera tatarica*.

Phoma viventis Cooke – на *Lonicera tatarica*.

Phoma xylostei Cooke & Harkn. – на *Lonicera altmannii*, *L. humilis*, *L. nummulariifolia*, *L. stenantha*, *Lonicera* sp.

Phomopsis cryptica (Nitschke) Höhn. – на *Lonicera hispida*.

Phomopsis lonicerae (Cooke) Grove – на *Lonicera microphylla*, *L. tatarica*.

Rhabdospora lonicerae (Cooke & Ellis) Sacc. – на *Lonicera hispida*, *L. stenantha*, *L. tatarica*.

Rhabdospora xylostei Lambotte & Fautrey – *Lonicera* sp.

Septoria xylostei Sacc. & G. Winter – на *Lonicera tatarica*, *Lonicera* sp.

На видах жимолости, произрастающих в Казахстане, обнаружены 53 вида грибов-микромикетов из 40 родов, 13 семейств, 9 порядков, 4 классов. Самым многочисленным является класс *Coelomycetes* (25 видов). Класс *Ascomycetes* насчитывает 19 видов, *Urediniomycetes* – всего два, класс *Hyphomycetes* – 7 видов.

Наибольшее количество грибов (26 видов) обнаружено на *Lonicera tatarica* (рис. 1). Неидентифицированные виды жимолости (*Lonicera* sp.) являются хозяевами или субстратом для 22 видов грибов. На 7 видах хозяина обнаружено от 5 до 12 представителей грибов, на 8 видах хозяина – по одному представителю грибов.

Из приведенного списка 23 вида являются возбудителями различных болезней (рис. 2), остальные виды – сапротрофы.

Девять видов грибов (*Lasiobotrys lonicerae*, *Microsphaera lonicerae* var. *ehrenbergii*, *M. magnusii*, *Nectria cinnabarina*, *Puccinia festucae*, *P. longirostris*, *Tubercularia sarmentorum*, *Cytospora lonicerae*, *Melasmia lonicerae*) являются наиболее вредоносными.

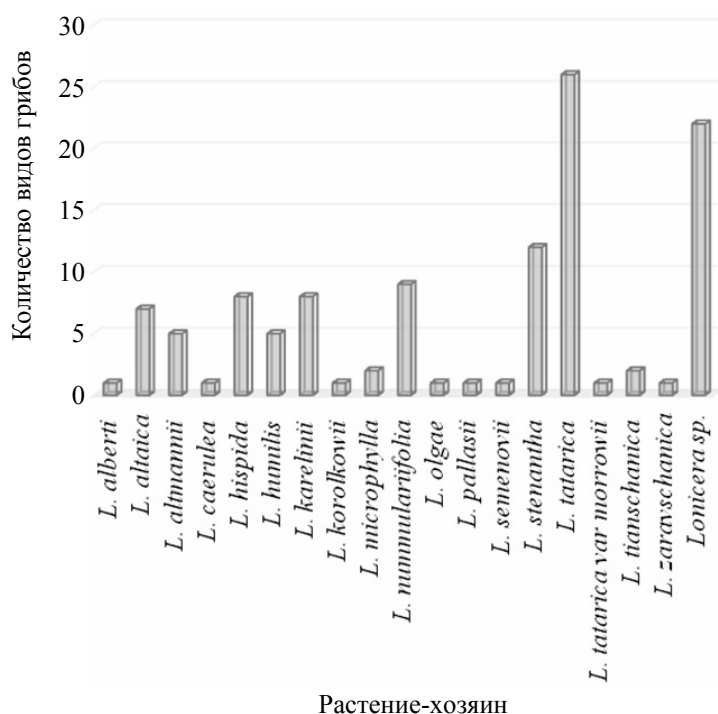


Рис. 1. Количество грибов на различных видах жимолости (растение-хозяин)



Рис. 2. Количество грибов-возбудителей различных болезней жимолости

Литература

- Байтенов М. С. Флора Казахстана Т. 2. Родовой комплекс флоры. Алматы: Ғылым, 2001. С. 193.
 Ainsworth and Bisby's dictionary of the fungi (eds. Kirk P. M., Cannon P. F., David J. C., Stalpers J. A.). 9th ed. CABI, 2001. 655 p.
 Плантариум, определитель растений on-line (www.plantarium.ru).
 Index Fungorum. База данных (<http://www.Indexfungorum.org/names/names.asp>).

МАКРОМИЦЕТЫ РУДЕРАЛЬНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ Г. ПЕТРОЗАВОДСКА

Савельев Л. А., Кикеева А. В.

Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»,
 lideon.r@mail.ru, avkikeeva@mail.ru

В результате антропогенной трансформации среды появляются местообитания, не свойственные ненарушенным экосистемам. Рудеральные местообитания, возникающие спонтанно на месте естественных природных биотопов, как правило, характеризуются загрязнением почвенного покрова и как следствие, специфичностью флористического видового состава. Среди всех групп рудеральных биоэкотопов (Хромова и др., 2017) в работе описан видовой состав макромицетов

свалок. Несанкционированные свалки обуславливают трансформацию природного почвенного покрова в антропогенно-измененный или природно-техногенный почвоподобный субстрат, характеризующиеся, как правило, высоким содержанием органического вещества и аномальным содержанием в почве ТМ (Иванова, Каздым, 2010; Иванова, 2012).

Целью работы являлась инвентаризация макромицетов оборудованных контейнерных площадок и стихийных свалок города. Материалом для работы послужили полевые исследования. Видовой состав и приуроченность к субстрату макромицетов осуществлялась в разных районах города в течение 2016–2017 гг. с июня по сентябрь с периодичностью один раз в 15 дней.

Свалочные биоэкотопы представлены 5 участками отбора (1–4 – стихийные несанкционированные свалки):

1. Курган. Площадь свалки примерно 4000 кв. м. Строительный мусор, остатки древесных конструкций. В непосредственной близости гаражная застройка и ж/д дорога
2. Аэродром, Пески. Сосняк, почвенный покров маломощный. Бытовой и строительный мусор
3. ТЭЦ, Сулажгора
4. Сулажгорский кирпичный завод. Более 100 м до зоны завода, вблизи Суоярвское шоссе (300 м), в 50 м от Сулажгорского проезда, рядом ЛЭП
5. Оборудованные контейнерные площадки для сбора ТБО (ул. Куйбышева, 20; ул. Разина, 3; ул. Красноармейская, 31).

Все пробные площади характеризуются значительной фрагментацией растительного покрова. Напочвенный покров – травянистый, зависит от типа субстрата.

В пределах пригородных свалок всего встречено 14 видов макромицетов, относящихся к 3 порядкам, 7 семействам и 10 родам (табл.). В силу специфичности условий видовой состав макромицетов беден. Макромицеты – сапротрофы, адаптировавшиеся к рудеральным местообитаниям, встречаются непосредственно на почве, истонченной подстилке или разлагающихся древесных остатках. Превалирование группы гумусовых сапротрофов, что характерно для свалочной группы рудеральных биотопов в целом (Кочунова, 2007). Лишь два вида являются факультативными микоризообразователями хвойных и лиственных древесных растений – *Thelephora terrestris* и *Gyromitra esculenta*.

Макромицеты свалочной группы биотопов рудеральных местообитаний г. Петрозаводска

Вид	Трофические особенности	Субстрат
Порядок Agaricales, семейство Agaricaceae		
<i>Agaricus arvensis</i> Schaeff.	Hu	почва
<i>A. bisporus</i> (J.E. Lange) Imbach	Hu	почва
<i>A. bitorquis</i> (Quél.) Sacc.	Hu	подстилка / почва
<i>A. campestris</i> L.	Hu	почва
<i>Coprinus comatus</i> (O.F. Müll.) Pers.	Hu	почва
<i>Phaeolepiota aurea</i> (Matt.) Maire	Hu	разнотравье
Семейство Psathyrellaceae		
<i>Coprinopsis atramentaria</i> (Bull.) Redhead, Vilgalys & Moncalvo	Hu	почва
<i>Coprinellus domesticus</i> (Bolton) Vilgalys, Hopple & Jacq. Johnson	Hu, Lep, Ec ¹	древесные остатки
Порядок Thelephorales, семейство Thelephoraceae		
<i>Thelephora terrestris</i> Ehrh.	Hu, Mr (Ps, Pa, Po) ¹	почва, древесные остатки в почве
Порядок Pezizales, семейство Discinaceae		
<i>Gyromitra esculenta</i> (Pers.) Fr.	Hu, Mr (Ps, Po) ¹	почва и поврежденная подстилка
<i>G. infula</i> (Schaeff.) Quél.	Hu, Lep	древесные остатки
Семейство Morchellaceae		
<i>Morchella esculenta</i> (L.) Pers.	Hu, Lep	почва
Семейство Rytonemataceae		
<i>Aleuria aurantia</i> (Pers.) Fuckel	Hu	почва, на размывах грунта
<i>Melastiza chateri</i> (W.G. Sm.) Boud.	Hu	почва

Примечание: Mr – микоризообразователь (*Picea* (Pa) – ель, *Pinus* (Ps) – сосна, *Populus* (Po) – осина); Hu – гумусовый сапротроф, Lep – на разрушенной древесине, Ec – копрофит; Цветом отмечен особо охраняемый вид; ¹ – данные по: Кротов, 2014.

В рудеральных местообитаниях по количеству видов преобладает семейство Agaricaceae (6 видов. Повсеместно был встречен *S. comatus* – индикатор антропогенной нагрузки на природные экосистемы (Булах, 1977; Кочунова, 2007), встречен только близ оборудованных свалок ТБО – *A. bisporus*.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН).

Литература

Булах Е. М., Говорова О. К., Таранина Н. А. Базидиальные макромицеты Зейского заповедника // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37. Вып. 2. С. 1–7.

Иванова Ю. С. Каздым А. А. Об актуальной опасности стихийных свалок бытового мусора // Вестник Волжского университета им. В. Н. Татищева: научно-теоретич. журнал. Серия «Экология». Вып. 10. Тольятти: Волжский университет им. В. Н. Татищева, 2010. С. 86–89.

Кочунова Н. А. Базидиальные макромицеты юга амуро-зейского междуречья: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2007. 22 с.

Хромова Т. М., Емельянова О. Ю., Кондрашкин А. Ю. Парциальные флоры рудеральных биотопов городов Орловской области // Современное садоводство, № 4 (24), 2017. С. 121–130.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ЭКТОМИКОРИЗ ЕЛИ НА ГНИЮЩЕЙ ДРЕВЕСИНЕ В ПРИГОРОДНЫХ ЛЕСАХ г. ПЕТРОЗАВОДСКА

Савельев Л. А., Кикеева А. В.

Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»,
lideon.r@mail.ru, avkikeeva@mail.ru

В сформированных елью таежных лесах, находящихся на стадии преспеваания и спелости, часто присутствует валеж еловых стволов, отмерших в ходе онтогенеза, инвазии или воздействия абиотических факторов (например, поваленных ветром). Известно, что такие стволы через 7–10 лет в зависимости от условий среды, располагаясь непосредственно на подстилке, имеют значительные участки гнили и часто покрыты моховым слоем. Проведенные в первой половине прошлого века исследования лесоводов показали, что на тяжелых почвах в условиях гумидного климата, в отличие от сосны, самосев ели размещается преимущественно на колодах (Ткаченко, 1911; Декатов, 1931; Мелехов, 1933). Отмечено, что возобновление на гнилой древесине – выгодная адаптация ели, обусловленная способностью извлекать элементы питания из разлагающегося органического субстрата при неблагоприятных физико-химических условиях при толстой подстилке (более 3 см). Нормальный рост саженцев отмечен при микотрофном питании (Шубин, 1957). Работы на участках с проведением лесохозяйственных мероприятий показали, что на органическом субстрате, в отличие от прочих микроразнообразий, самая высокая доля самосева и подроста ели в подзоне южной тайги Урала имеет нормальный осевой побег, но закладка боковых почек на нем задерживается на 1-2 года (Терехов, Луганский, 2009). Вопрос о преимуществах выживания самосева ели на гниющей древесине актуален и не решен на сегодняшний день.

Целью исследования было изучение особенностей морфологических признаков эктомикориз (ЭМ) у самосева и подроста ели в зависимости от типа гнили валежного ствола. Для исследования был проложен маршрут по пригородным еловым лесам города Петрозаводска. Работы выполнены в сентябре 2017 г. Леса представлены ельниками черничными с избыточным увлажнением (долина реки Лососинки). Поверхность древесины и сама древесина умеренно увлажнены. Стволы и пни покрыты зелеными мхами. Объектами служили молодые растения ели на гнилых еловых стволах и пнях. Разрушающуюся древесину идентифицировали по типу гниения – бурое поражение, характеризующееся разрушением целлюлозы с образованием темного порошкообразного лигнина и белое, в результате распада лигнина с образованием рыхлой массы целлюлозы. При сборе использовали острый прочный нож для извлечения корневой системы растений ели из древесины. В некоторых случаях пришлось прибегать к помощи ручной пилы (IRWIN). Образцы помещали в пластиковые пакеты с бумажной биркой с информацией о месте сбора, субстрате и типе гнили субстрата. Всего были собраны 72 образца. В лабораторных условиях происходила камеральная обработка образцов. Корневые окончания ели рассматривали под стереоскопическим микроскопом

МБС-10, определяя наличие эктомикоризы и ее форму. Статистическая обработка результатов проведена с использованием непараметрического дисперсионного анализа Краскела-Уоллиса ($H_{(1;72)} > 2,0$, $p < 0,05$) в пакете «Статистика 6.0».

Существенных различий во внешнем виде в хвое елового подростка не выявлено. Органический субстрат, на котором произрастают исследуемые образцы подростка ели, характеризуется преобладанием бурой гнили (в 4,1 раза больше чем белой). Корни ели длинные, расходятся по субстрату на длину в 4–8 раз превышающую надземный ствол. Ветвление корневой системы слабое. Корни проникают вглубь разрушенной древесины. Все корни последнего порядка исследованных образцов корней самосева ели преобразованы в ЭМ. Микоризный спектр представлен пятью формами ЭМ самосева и подростка ели – простой, четковидной, извилистой, папоротниковидной и изогнутой. Преобладает простая форма ЭМ, ее плотность на 10 см корня доходила до 100 % в среднем 79,2 %. Различия между средней плотностью эктомикориз и плотностью простой, извилистой, папоротниковидной и изогнутой форм на разных типах гнили статистически незначимы (рис. 1).

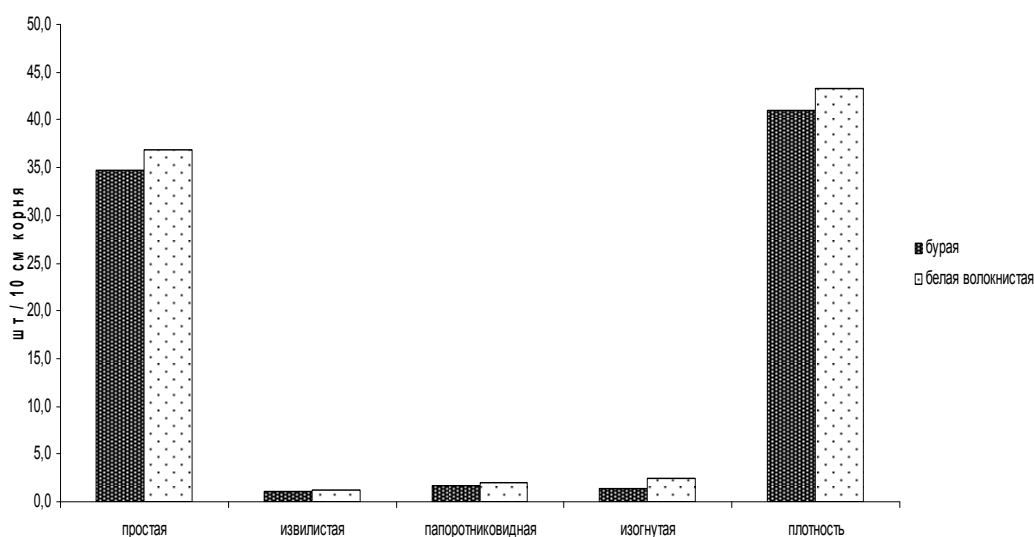


Рис. 1. Морфологические признаки ЭМ (формы ЭМ и плотность) самосева и подростка ели в зависимости от типа гнили (бурая и белая волокнистая) на валежных еловых стволах

Статистически достоверны различия в плотности четковидной формы эктомикоризы ели (рис. 2). На стволах с бурым типом гнили средняя плотность четковидной формы ЭМ составляет $2,0 \pm 0,3$, с белым типом гнили – $0,8 \pm 0,05$.

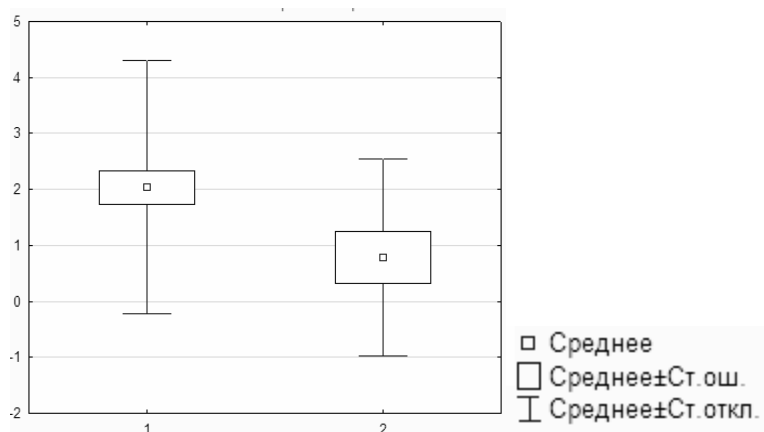


Рис. 2. Различие плотности четковидной формы ЭМ ели в зависимости от типа гнили:

1 – бурая, 2 – белая волокнистая

Морфологические признаки самосева и подростка ели на валежных стволах с разным характером гнили в пригородных лесах характеризуются незначительной флуктуацией средних значений. Исключение составляет плотность четковидной формы ЭМ. Известно, что на плотность форм ЭМ оказывает влияние видовой состав грибов, глубина формирования ЭМ (в данном случае

в органическом субстрате) и влияние физико-химических факторов (Семенова, 1980; Чумак, 1982; Савельев, Кикеева, 2017). Вероятно, формирование большого количества четковидной формы ЭМ вызывает не тип гнили, а факторы, формирующиеся вследствие трансформации древесины под влиянием определенного состава возбудителей процесса гниения. Поскольку исследование самосева ели на валеже в пригородных еловых лесах находится на начальном этапе и многие факторы не учитывались (возраст подроста ели, возраст валежного ствола, степень разложения валежа, возбудитель гнили, наличие / отсутствие полога и т. д.), то делать выводы о непосредственном влиянии типа гнили на морфологические параметры ЭМ не представляется возможным.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН).

Литература

- Декатов Н. Е. Влияние микрорельефа на возобновление ели // Исследования по лесоводству. Сельхозгиз, 1931.
- Мелехов И. С. Возобновление ели на гарях // Лесное хозяйство и лесная промышленность, № 10, 1933.
- Савельев Л. А., Кикеева А. В. Реакция эктомикориз *Pinus silvestris* на аэротехногенное загрязнение почв свинцом в городских условиях // Труды КарНЦ РАН. № 9. Сер. Экологические исследования. 2017. С. 73–83.
- Семенова Л. А. Морфология микориз сосны обыкновенной в спелых лесах // Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород севера. Петрозаводск: Карельский филиал академии наук СССР Институт леса, 1980. С. 103–132.
- Терехов Г. Г., Луганский Н. А. Оценка морфологического состояния надземной части самосева и подроста ели сибирской на лесокультурном участке // Леса России и хозяйство в них. Екатеринбург. № 1 (31). 2009. С. 19–26.
- Ткаченко М. Е. Леса Севера. Труды по лесному опытному делу в России, вып. 25, 1911.
- Шубин В. И. К вопросу о росте сосны и ели на органическом субстрате // Труды Карельского филиала Академии наук СССР. Вып. VII, 1957. С. 127–133.
- Чумак Н. Ф. Микориза сосны на песчаных почвах в связи с применением удобрений: Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1982. 25 с.

К ВОПРОСУ О СТАТУСЕ МАЛОЧИСЛЕННЫХ ВИДОВ ГРИБОВ В МИКОБИОТЕ

Сафонов М. А.

Оренбургский государственный педагогический университет, safonovmaxim@yandex.ru

Любое биологическое сообщество и любая биота включает виды, отличающиеся по частоте встречаемости. Уровень этих отличий существенно разнится: в некоторых случаях можно выделить массовые виды, явно доминирующие в сообществах, в других сообществах частоты встречаемости представлены более равномерно. Данные о численности видов древоразрушающих грибов в сообществах лесов Южного Приуралья показал, что в большинстве случаев максимальную численность имеют один-два вида, а прочие характеризуются относительно низкой встречаемостью. Естественно, количество доминирующих видов деструкторов древесины в микоценозах Оренбургской области невелико. К ним относятся *Deadalea quercina* (L.) Pers., *Fomes fomentarius* (L.) Fr., *Fomitoporia robusta* (P.Karst.) Fiasson & Niemelä, *Inocutis dryophila* (Berk.) Fiasson & Niemelä, *Trichaptum fuscoviolaceum* (Ehrenb.) Ryvardeen. Также можно выделить ряд видов – кодоминантов, таких как *Phellinus tremulae* (Bondartsev) Bondartsev & Borisov, *Piptoporus betulinus* (Bull.) P. Karst., *Schizophyllum commune* Fr., *Stereum subtomentosum* Pouzar, *Trametes trogii* Berk (Сафонов, Каменева, Булгаков, 2013; Биоресурсный потенциал..., 2014). В подавляющем большинстве случаев комплекс доминантов и кодоминантов является отличительной чертой микоценозов, относящихся к одной формационной микобиоте (Сафонов, 2014).

Во всех сообществах присутствуют виды грибов, представленные единичными или крайне немногочисленными находками. Их обнаружение в локалитетах может быть периодическим или иметь стохастический характер. Эти виды разнородны по морфологии, систематической принадлежности, экологическим характеристикам; вероятно различаются и причины их редкой встречаемости в сообществах. В любом случае, их роль в микоценозах заключается в формировании ценорезерва, который обеспечивает вариативность структурных характеристик сообществ, обеспечивающим их тактическую устойчивость (Мухин, 1998).

Виды, представленные единичными или малочисленными находками, составляют 34,5 % от общей численности видов биоты древоразрушающих базидиальных грибов Южного Приуралья (Сафонов, 2015). Анализируя распространение этих видов по лесам разных формаций и в разных частях региона, можно их сгруппировать в несколько групп исходя из причин малочисленности:

- виды на границе ареала;
- реликтовые виды;
- виды с малой численностью в пределах всего ареала;
- заносные виды;
- виды с низким учетным потенциалом и затрудненной идентификацией.

Собственно, экстремальные условия степной зоны, в которой расположена большая часть Южного Предуралья, лимитируют распространение на юг большинства видов древоразрушающих грибов, однако по интразональным биотопам (поймам рек) они проникают далеко вглубь степной и полупустынной зоны. Численность видов, находящиеся в регионе на границе ареала, снижается к северу или к югу от рассматриваемой территории, однако информация о границах распространения многих видов не достаточно достоверна, поскольку исследования видового состава древоразрушающих грибов в широтном градиенте значительной протяженности до сих пор не достигли необходимого уровня охвата территорий.

Предположительно, в регионе на южной границе ареала находятся *Polyporus ciliates* Fr., *Polyporus tuberaster* (Jack. ex Pers.) Fr. и *Tyromyces chioneus* (Fr.) P.Karst., достаточно широко распространенные в Центральной и Южной Европе (Ryvarden, Gilbertson, 1994). В настоящее время данные о находках этих видов в России и других европейских странах южнее лесостепной зоны отсутствуют. Возможно, в регионе на северной границе ареала находятся *Cellulariella warnieri* (Durieu & Mont.) Zmitr. & V. Malysheva, *Fomitoporia pseudopunctata* (A. David, Dequatre & Fiasson) Fiasson, *Phellinus rhamnii* (Bondartseva) H. Jahn, *Phellinus rimosus* (Berk.) Pilat. Это южные, термофильные виды, в Западной Европе расселенные в Средиземноморье; также эти виды встречаются в Западной Азии и Африке (Бондарцева, Пармасто, 1986; Ryvarden, Gilbertson, 1993). Находки этих видов на север от Южного Предуралья малочисленны; в Южном Предуралье они представлены единичными находками.

Причина малочисленности реликтовых видов заключается в дизъюнкции их палеоареала, вследствие чего они спорадически встречаются лишь в локалитетах, характеристики среды которых максимально соответствуют экологической валентности этих видов. Вероятно, современные условия далеки от оптимальных для них, поскольку даже в таких местообитаниях они встречаются единично. В микобиоте Южного Приуралья реликтовые виды представлены *Favolus pseudobetulinus* (Murashk. ex Pilát) Sotome & T. Hatt., *Irpex murashkinskyi* (Burt) Kotir. & Saaren., *Sarcodontia spumea* (Sowerby) Spirin, *Trametes ljubarskyi* Pilat. Первые два вида являются горно-таежными реликтами (Мурашкинский, 1939) и их современным ареалам свойственна существенная дизъюнкция (Thorn et al., 1990). Вероятно, возраст популяций этих видов в Южном Приуралье можно датировать плейстоценом (Сафонов, 2002). *Sarcodontia spumea* и *Trametes ljubarskyi* могут быть отнесены к неморальным видам – реликтам хвойно-широколиственных лесов (Мухин, 1993), исходя из их термофильности.

Малая численность некоторых видов определяется особенностями их биологии и экологии, вследствие которых на большей части своего ареала они представлены немногочисленными популяциями с низкой численностью. В микобиоте Южного Приуралья к ним можно отнести *Ischnoderma resinosum* (Schrab.: Fr.) P. Karst., *Gloeophyllum trabeum* (Pers.) Murril, *Postia guttulata* (Sacc.) Julich, *Trametes suaveolens* (L.) Fr., *Tyromyces fumidiceps* G.F. Atk., *T. kmetii* (Bres.) Bondartsev & Singer и ряд других.

В современной биоте значительная роль принадлежит заносным (чужеродным) видам. В отличие от флоры высших растений региона, в которой заметное участие принимают инвазивные виды и виды-интродуценты, среди грибов макромицетов такие виды отсутствуют. Анализ многолетнего мониторинга видового разнообразия не показал наличия аллохтонных видов с явной тенденцией увеличения численности. К заносным видам можно отнести грибов, находки которых в регионе обусловлены произрастанием в регионе нетипичных (азональных) лесов, с которыми грибы связаны трофически. В первую очередь, это относится к сосновым древостоям антропогенного генеза, часто встречающимся в степных районах Южного Предуралья (Биоресурсный потенциал...,

2014). Несмотря на сравнительно небольшие площади, эти насаждения имеют достаточно богатую и разнообразную микобиоту; многие виды, отмеченные на древесине сосны в посадках, представлены единичными экземплярами и не встречаются в сосновых лесах естественного происхождения, находящихся севернее степной зоны (Сафонов, Маленкова, 2013). К таким малочисленным видам, в частности, относятся виды родов *Amylocorticium*, *Antrodia*, *Postia*, *Phlebia*, *Tubulicrinis* и др. Еще один пул заносных видов связан с насаждениями плодовых деревьев в окрестностях населенных пунктов – особенно яблони. С этими насаждениями связаны редкие находки видов *Aurantioporus fissilis* (Berk. & M. A. Curtis) H. Jahn ex Ryvarden, *Byssocorticium pulchrum* (S. Lundell) M. P. Christ., *Junghuhnia collabens* (Fr.) Ryvarden, *Sarcodontia croces* (Schwein.) Kotl. (Сафонов, 2012).

Значительное число видов (около 40 %) имеет малую численность по причине низкого учетного потенциала (Сафонов, 2016), определяемого малыми размерами их плодовых тел, неярко окраской, отсутствием четких макроскопических признаков, способствующих видовой идентификации. Сбор и анализ объективных данных о таких видах достаточно трудоемок, поскольку подразумевает значительные профессиональные умения и навыки обнаружения базидиом этих грибов и их определения. К таким грибам можно отнести представителей родов *Athelia*, *Hyphoderma*, *Hyphodontia*, *Hypochnicium*, *Phanerochaete*, *Tomentella* и др.

Таким образом, можно констатировать, что малочисленные виды составляют существенную часть биоты древоразрушающих базидиальных грибов, при этом причины их малочисленности существенно отличаются. Контроль численности этих грибов и анализ тенденций динамики их популяций может дать интересный материал для оценки перспектив развития региональной микобиоты, а также объективно подойти к вопросу о предании некоторым видам природоохранного статуса и включении их в региональную Красную книгу.

Литература

- Биоресурсный потенциал Центрального Оренбуржья / Краснова Т. В., Сафонов М. А., Рябинина З. Н., Маханова Г. С., Маленкова А. С., Сафонова Т. И., Ленева Е. А., Елина Е. Е., Паршина Т. Ю., Карнаухова И. В. / Под ред. М. А. Сафонова. Оренбург: ООО ИПК «Университет», 2014. 248 с.
- Бондарцева М. А., Пармasto Э. Х. Определитель грибов СССР: (Афиллофоровые). Л.: Наука, 1986. Вып. 1. 192 с.
- Мурашкинский К. Е. Горно-таежные трутовики // Тр. Омс. с.-х. ин-та. 1939. Т. 17. С. 75–108.
- Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: Наука, 1993. 231 с.
- Мухин В. А. Экология процессов биологического разложения // Эколого-водохозяйственный вестник. Екатеринбург: УГТУ, 1998. С. 128–135.
- Сафонов М. А. Древоразрушающие грибы Бузулукского Бора (Оренбургская область) // Микология и фитопатология. Т. 36. Вып. 6. 2002. С. 23–35.
- Сафонов М. А. Грибы, обитающие на древесине плодовых деревьев в Оренбургской области // Вестник Оренбургского Государственного Педагогического Университета. Электронный научный журнал (Online). 2012. № 2. (2). С. 8–11.
- Сафонов М. А. Закономерности распределения древоразрушающих базидиальных грибов по формационным микокомплексам в Южном Приуралье // Вестник Оренбургского Государственного Педагогического Университета. Электронный научный журнал (Online). 2014. № 4 (12). С. 96–100.
- Сафонов М. А. Список древоразрушающих базидиальных грибов Оренбургского Приуралья (Россия) // Вестник Оренбургского Государственного Педагогического Университета. Электронный научный журнал (Online). 2015. № 2 (14). С. 11–28.
- Сафонов М. А. Факторы выявления видового состава древоразрушающих базидиальных грибов // Вестник Оренбургского Государственного Педагогического Университета. Электронный научный журнал (Online). 2016. № 1 (17). С. 70–75.
- Сафонов М. А., Каменева И. Н., Булгаков Е. А. Функциональная структура сообществ древоразрушающих базидиальных грибов Южного Приуралья // Успехи современного естествознания. № 10, 2013. С. 222–228.
- Сафонов М. А., Маленкова А. С. Новые находки древоразрушающих грибов на древесине сосны в Южном Предуралье // Вестник Оренбургского Государственного Педагогического Университета. Электронный научный журнал (Online). 2013. № 4 (8). С. 27–33.
- Ryvarden L., Gilbertson R. L. European polypores: Part 1: Abortiporus-Lindtneria. Fungiflora A/S. 1993. 387 p.
- Ryvarden L., Gilbertson R. L. European polypores: Part 2: Meripilus-Tyromyces. Fungiflora M/T. 1994. P. 394–743.
- Thorn G., Kotiranta H., Niemelä T. Polyporus pseudobetulinus Comb. nov.: new records in Europe and North America // Mycologia, Vol. 82, № 5. 1990. P. 582–594.

ФИТОПАТОГЕННЫЕ МИКРОМИЦЕТЫ В СИСТЕМЕ «РАСТЕНИЕ – ПАТОГЕН»

Сенашова В. А., Анискина А. А., Полякова Г. Г.

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, ФИЦ КНЦ СО РАН, vera0612@mail.ru

Эпифитный микробный комплекс играет важную роль в жизни растений, участвуя в различных процессах: от редукации аэрозольных поллютантов до фиксации азота. Во многом структура, динамика и функциональная активность эпифитного сообщества зависит от погодно-климатических условий. При этом на формирование эпифитного микробиоценоза в значительной степени влияют летучие соединения, выделяемые листовой поверхностью растения. Обладая различной бактериостатической (бактерицидной) активностью, эти вторичные метаболиты определяют качественный и количественный состав микробного сообщества, ассоциированного с растением.

Фитопатогенные микромицеты, вызывающие заболевания филлосферы, также являются составной частью эпифитного сообщества. На территории Средней Сибири поражение листового аппарата хвойных вызывают *Lophodermium seditiosum* Minter, Staley & Millar, *L. pinastri* (Schard.) Chevall, *L. abietis* Rostr., *L. macrosporum* Hart. [= *Lirula macrospora* (R. Hartig) Darker], *L. juniperinum* Fr. de Not, *Hypodermella laricis* Tubeuf, *Lophodermella sulcigena* (Link) Höhn [= *Hypodermella sulcigena* (Rostr.) Tub.], *Cyclaneusma minus* (Butin) Di Cosmo, Peredo & Minter, *Phacidium infestans* Karst. [= *Gremmenia infestans* (P. Karst.) Crous], *Chrysomyxa abietis* (Wallr.) Unger., *Ch. ledi* (Alb. & Schwein.) de Bary, *Melampsorella caryophyllacearum* (DC.) J. Schröt., *Coleosporium* sp., *Pucciniastrum* sp., *Melampsora larici-populina* Kleb., *Meria laricis* Vuill. (анаморфа аскомицета *Rhabdocline laricis* (Vuill.) Stone), *Rhizosphaera pini* (Corda) Maubl, *Pestalotia hartigii* Tubeuf Sacc. Syll. (анаморфа аскомицета *Truncatella hartigii* (Tubeuf) Steyaert), *Sclerophoma pithyophila* (Corda) Hohn. (анаморфа аскомицета *Sydowia polyspora* (Bref. & Tavel) E. Müll), *Hendersonia acicola* Munch. et Tub.

Жизнедеятельность патогена всегда вызывает патологические изменения в тканях и живых клетках пораженного растения, и тем самым опосредованно влияет на процесс формирования эпифитного комплекса, что было продемонстрировано нами ранее на примере облигатного паразита – ржавчинного гриба *Melampsorella caryophyllacearum* (DC.) J. Schröt. Установлено, что на здоровых побегах пихты сибирской в течение летних месяцев доминируют споровые бактерии. На хвое, пораженной ржавчиной, увеличивается численность неспоровых микроорганизмов (Сенашова, 2014). При этом происходит качественное изменение компонентного состава летучих соединений, выделяемых листовым аппаратом дерева (Сенашова, Анискина, 2017). Меняется также доля содержания отдельных веществ. Наибольшее разнообразие летучих соединений, как в контрольных, так и в опытных образцах приходится на июнь: в фенофазу распускания почек и роста побегов и стадию закладки эциев. Идентифицированы соединения, характерные только для здоровой (48 из 75) и только для больной хвои (20 из 46). В контрольных образцах преобладал тридеканал, в опытных превалировал манол. Выявлено, что хвоя, без видимых признаков заболевания и пораженная ржавчиной, обладает различной фитонцидной активностью по отношению к представителям эпифитного сообщества. Активность летучих соединений зависит от фенофазы вегетации пихты. Показано, что ржавчинный гриб *M. caryophyllacearum* вызывает изменение биохимических процессов в пораженных тканях пихты сибирской. Среди исследованных биохимических параметров информативным показателем, характеризующим взаимодействие растения-хозяина и паразита, оказалось полифенольное соединение – лигнин. Инфицирование тканей пихты данным ржавчинным грибом вызывает накопление в них этого протекторного соединения; временное снижение интенсивности образования лигнина, отмеченное в инфицированных стеблях в фенофазу летней вегетации, по-видимому, является одним из механизмов адаптации патогенного гриба к растению-хозяину. Выявлено существенное снижение концентрации низкомолекулярных сахаров в инфицированных стеблях и хвое, что мы связываем с активным потреблением мобильных сахаров облигатным паразитом, специализирующегося на использовании ресурсов живого растения-хозяина (Полякова, Сенашова, 2018).

Аналогичная работа начата по изучению влияния факультативных сапротрофов на растение-хозяина. Из данной группы фитопатогенных грибов наиболее распространенным является аскомицет *L. seditiosum*, вызывающий настоящее шютте сосны. Это заболевание особенно опасно для сеянцев/самосева *Pinus* spp.

Проведен полевой эксперимент по заражению семян сосны обыкновенной *L. seditiosum*. Поскольку известно, что почвенный субстрат оказывает прямое воздействие на качество растений, в работу был включен вариант с внесением микокомпоста, полученного биоконверсией сосновых опилок чистой культурой базидиомицета *Trametes versicolor* (L.) Lloyd (Халилова и др., 2007; Пашенова и др., 2009). Заражение однолетних семян проводили путем раскладывания в междурядьях сосновой хвои с апотециями *L. seditiosum*. Контрольные делянки укрывали нетканым материалом (плотность 17 г/см²), пропускающим влагу и воздух. Итого исследовалось четыре варианта: КК (контроль – без добавления микокомпоста и больной хвои), КМ (контроль с микокомпостом без внесения больной хвои), ОМ (опыт с микокомпостом и больной хвоей), ОО (опыт без микокомпоста с добавлением больной хвои).

Первые признаки заражения были отмечены на 20 сутки (единичные хвоинки с некротическими пятнами). На 70 сутки в варианте ОО отмечено 44 % семян с признаками поражения хвои, в варианте ОМ – 42,3 %. Для дальнейшей работы были отобраны образцы ризосферной почвы, хвои и корней со всех четырех вариантов.

Выявлено, что на начальной стадии инфекционного процесса (прорастание аскоспор и формирование некротических участков на хвое) в эпифитном сообществе доминируют дрожжевые формы грибов (до 89 %), в контрольных вариантах преобладают неспоровые бактерии. Интересно отметить достоверное снижение численности микроорганизмов в вариантах с заражением по сравнению с контрольным (без внесения микокомпоста), т.к. в наших ранних исследованиях было показано, что на более поздних стадиях повреждения филлосферы численность микроорганизмов возрастает (Сенашова, 2014).

Суммарная численность микроорганизмов в образцах ризосферной почвы и на поверхности корней (контрольные варианты) достоверно выше таковой в опытных образцах. При этом доминирующей группой в ризосферной почве из-под семян без признаков заражения являются прототрофы (используют неорганические формы азота, в частности соли аммония). В опытных образцах преобладают олигонитрофильные микроорганизмы. На поверхности корней в варианте КМ доминируют прототрофные формы, в других – олиготрофные. Результаты микробиологических посевов показали, что на поверхности корней дрожжи отмечены только в контрольных вариантах, актиномицеты выявлены во всех вариантах кроме КМ. При этом, содержание данных микроорганизмов в образцах ОМ и ОО снижено по сравнению с контрольным (КК) в 4,8 и 9 раз соответственно, что можно расценить, как признак повышения фитонцидной активности корневых систем семян на раннем этапе заражения, поскольку известна чувствительность актиномицетов к некоторым экзометаболитам растений (Добровольская, 2002).

Отмечено увеличение количества летучих компонентов, выделяемых пораженной филлосферой, и уменьшение числа таковых, выделяемых корнями зараженных семян. При этом содержание α -пинена в летучей фракции больной хвои снижено на 24 % по сравнению со здоровой а, α -кариофиллена на 6 %. Наблюдается увеличение доли некоторых терпенов при инфекционном процессе, так содержание 3-карена увеличилось в 2,3 раза по сравнению с контрольными значениями.

На фоне изменения компонентного состава летучих соединений установлено повышение фитонцидной активности листовой и корневой систем растений с признаками заболеваний по сравнению с экземплярами без признаков повреждений.

Анализ результатов эксперимента показал, что внесение микокомпоста также способствует повышению фитонцидных свойств хвои и корней семян по отношению к тестовым микромицетам. Об этом свидетельствуют данные микробиологических посевов и учета зараженных семян (см. выше). Вероятно, это обусловлено изменением компонентного состава экзометаболитов. По сравнению с другими вариантами в летучей фракции хвои этих семян повышено содержание таких терпенов, как гермакрин D 4-ол, терпинен, терпинолен, 3-карен. У корневой системы также отмечен повышенный синтез ряда монотерпенов (3-карена, терпинолена, β -мирцена,) и сесквитерпенов (юнипена).

Таким образом, опираясь на полученные результаты, мы пришли к выводу, что на ранней стадии развития факультативного сапротрофа у растения-хозяина повышается фитонцидная активность. Данное явление соответствует адаптационному синдрому Селье – активации физиологических процессов на раннем этапе неблагоприятного воздействия, сменяющейся истощением организма, если нагрузка продолжается.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (№ 15-04-06575).

Литература

- Добровольская Т. Г. Структура бактериальных сообществ почв. М.: ИКЦ «Академкнига», 2002. 282 с.
- Пашенова Н. В., Лоскутов С. Р., Пермякова Г. В., Анискина А. А. Влияние отвара чистотела на био-конверсию сосновых опилок культурами базидиальных грибов-ксилотрофов // Новые достижения в химии и химической технологии растительного сырья: Матер. IV Всерос. конф. Барнаул, 21–23 апреля 2009 г. Барнаул: Изд. Алт. ун-та, 2009. Кн. 2. С. 39–41.
- Полякова Г. Г., Сенашова В. А. Влияние гриба *Melampsorella caryophyllacearum* на динамику углеводов и вторичных соединений пихты сибирской // Микология и фитопатология. 2017. Т. 51. № 3. С. 168–177.
- Сенашова В. А. Фитопатогенные микромицеты филлосферы хвойных насаждений Средней Сибири / Отв. ред. Н. Д. Сорокин; Рос. акад. наук Сиб. отд-ние ин-т леса им. В. Н. Сукачева. Новосибирск: Издательство СО РАН, 2012. 104 с.
- Сенашова В. А. Влияние биотических факторов на формирование эпифитного сообщества пихты сибирской // Известия Санкт-Петербургской Лесотехнической Академии. 2014. Вып. 207. С. 171–179.
- Сенашова В. А., Анискина А. А. Влияние ржавчинного гриба *Melampsorella caryophyllacearum* на компонентный состав летучих соединений, выделяемых хвоей пихты сибирской // Известия Санкт-Петербургской Лесотехнической Академии. 2017. Вып. 220. С. 97–109.
- Халилова Э. Н., Пашенова Н. В., Пермякова Г. В., Сорокин Н. Д. Изучение дереворазрушающей активности гриба *Trametes versicolor* in vitro. В: Дендрэкология и лесоведение // Матер. Всерос. конф., 2–4 окт., 2007. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2007. С. 168–171.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СУММАРНЫХ ЛИПИДОВ В ТАЛЛОМАХ ЛИШАЙНИКА *HYPOGYMNIA PHYSODES* (L.) NYL.

Серебрякова О. С.¹, Ветчинникова Л. В.¹, Андросова В. И.²

¹Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»,
531521@mail.ru, vetchin@krc.karelia.ru

²Петрозаводский государственный университет, vera.androsova28@gmail.com

Значительное число работ посвящено описанию особенностей морфологии и экологии лишайников (Голубкова, Бязров, 1989; Зенова, 1996; Temina et al., 2010; Сонина, 2014; Fadeeva et al., 2014; Recent Advances ..., 2015; Сонина, Андросова, 2017). Однако, несмотря на то, что эти уникальные организмы привлекают внимание исследователей уже более ста лет, их физиолого-биохимические свойства изучены пока недостаточно (Lichen Secondary ..., 2015). К примеру, фактически открытыми остаются вопросы липидного обмена. Публикации по этой теме сравнительно малочисленны и не носят систематического характера (Bychek-Guschina, 2002; Kotlova, Sinyutina, 2005; Ветчинникова и др., 2016). Вместе с тем, изучение липидов и их жирнокислотного состава в талломах лишайников является актуальным, поскольку способствует пониманию сезонных изменений физиологического состояния биологических мембран, обеспечивающих всей симбиотической ассоциации жизнеспособность и устойчивость к воздействию внешних факторов среды. Важность исследований подобного рода обусловлена также практическим использованием лишайников в качестве биоиндикаторов при оценке состояния окружающей среды.

В связи с этим, целью исследований было изучение сезонной динамики жирнокислотного состава суммарных липидов в талломах широко распространенного лишайника гипогимния вздутая *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl.

Образцы талломов лишайника *Hypogymnia physodes* отбирали с 3-х модельных деревьев *Pinus sylvestris* L., произрастающих на постоянных пробных площадях, заложенных в сосняках брусничных зеленомошных в двух районах Петрозаводского городского округа с разной степенью антропогенной нагрузки: Ботанический сад ПетрГУ (61°84.08' с.ш. 34°39.26' в.д.) и микрорайон «Перевалка» (61°79.35' с.ш. 34°29.77' в.д.). Ботанический сад ПетрГУ («условно чистый» район) является особо охраняемой природной территорией и отделен от основной части города акваторией Онежского озера. Сосновые сообщества в микрорайоне «Перевалка» («условно загрязненный» район) находятся рядом с городской объездной автомобильной дорогой и действующей ТЭЦ.

Липиды экстрагировали смесью хлороформа и метанола в соотношении 2:1 по объему. Жирные кислоты в виде их метиловых эфиров анализировали на газожидкостном хроматографе «Хроматэк – Кристалл-5000 М.1» (Йошкар-Ола, Россия) при температуре капиллярной колонки Zebtron ZB-FFAP – 225 °С (изотерма). Скорость потока газа-носителя (азота) 50 мл/мин. Идентификацию жирных кислот осуществляли сравнением хроматографических подвижностей со стандартными жирными кислотами (Supelco 37 component FAME Mix), а также сопоставлением эквивалентной длины цепи экспериментально полученных компонентов с известными данными. Все жирные кислоты распределяли по группам в зависимости от числа двойных связей. Индекс двойной связи (ИДС) и коэффициент ненасыщенности (U/S) рассчитывали по методу Лайонса и др. (Lyons et al., 1964).

Проведенные исследования показали, что в талломах лишайника *Hypogymnia physodes* содержание суммарных липидов изменяется в зависимости не только от времени года, но и от уровня антропогенной нагрузки места их обитания. В частности, наибольшее накопление липидов в талломах зафиксировали в зимний период (более 10 % от абс. сух. массы). Весной отметили небольшое снижение их содержания, которое обусловлено, по всей вероятности, активацией ряда физиологических процессов в жизнедеятельности лишайников (табл.). В летне-осенний период обнаружили достоверные различия по количеству суммарных липидов в талломах в зависимости от местообитания лишайников. В частности, если в «условно чистом» районе количество липидов возросло в летний период и снижалось к осени, то в «условно загрязненном», направленность этого процесса была прямо противоположной.

Сезонная динамика суммарных липидов в талломах лишайника *Hypogymnia physodes* (в % от абс. сух. массы), обитающего в районах Петрозаводского городского округа с разной степенью антропогенной нагрузки

Сезон исследования	Район исследования	
	м-н «Перевалка» («условно загрязненный»)	Ботанический сад («условно чистый»)
Весна	8,3±0,2	8,9±0,2
Лето	7,7±0,4	11,4±0,7
Осень	9,3±0,1	6,1±0,4
Зима	11,2±0,5	10,8±0,8

Выявленные закономерности сезонной динамики накопления липидов были подтверждены на основании результатов изучения их жирнокислотного состава. Так, согласно полученным данным, в липидах талломов *Hypogymnia physodes* преобладали ненасыщенные жирные кислоты независимо от времени года и места их произрастания (рис. 1). Однако, в «условно чистом» районе в весенне-летне-осенний период ненасыщенные жирные кислоты превышали насыщенные почти в 4 раза, и только в зимний период это соотношение снизилось до 1,5 (рис. 1, Б). В «условно загрязненном» районе изменения в липидном обмене произошли намного раньше, о чем свидетельствует увеличение насыщенных жирных кислот (на 12 %) уже в осенний период (рис. 1, А). Полученные данные совпадают с динамикой значений ИДС и U/S.

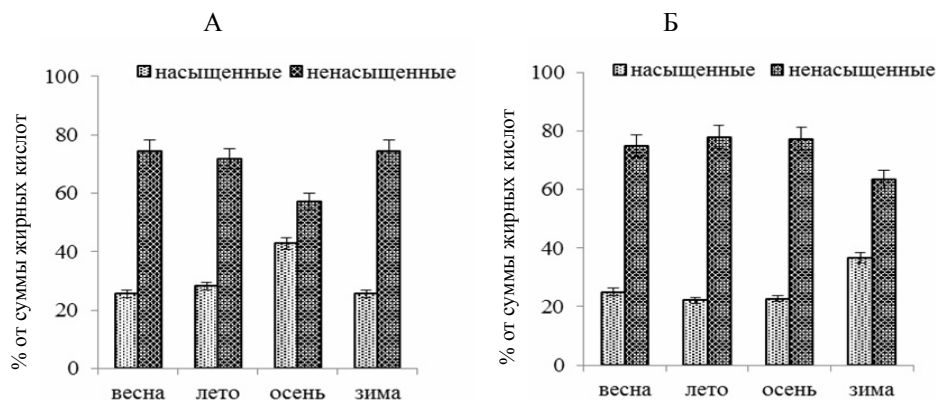


Рис. 1. Сезонная динамика насыщенных и ненасыщенных жирных кислот в талломах лишайника *Hypogymnia physodes* в «условно загрязненном» (А) и «условно чистом» (Б) районах

Ненасыщенные жирные кислоты в липидах талломов лишайника *Hypogymnia physodes* содержали преимущественно 18 углеродных атомов в цепи, различающихся по количеству и положению двойных связей. Так, динамика моноеновых жирных кислот имела тенденцию повышения от начала весны до конца осени с довольно резким их снижением в зимний период и носила однотипный характер в изученных районах (рис. 2, А). Однако доля моноеновых жирных кислот была выше в «условно чистом» районе по сравнению с «условно загрязненным» за исключением зимнего и летнего периодов, когда значения в содержании этих жирных кислот почти сравнялись.

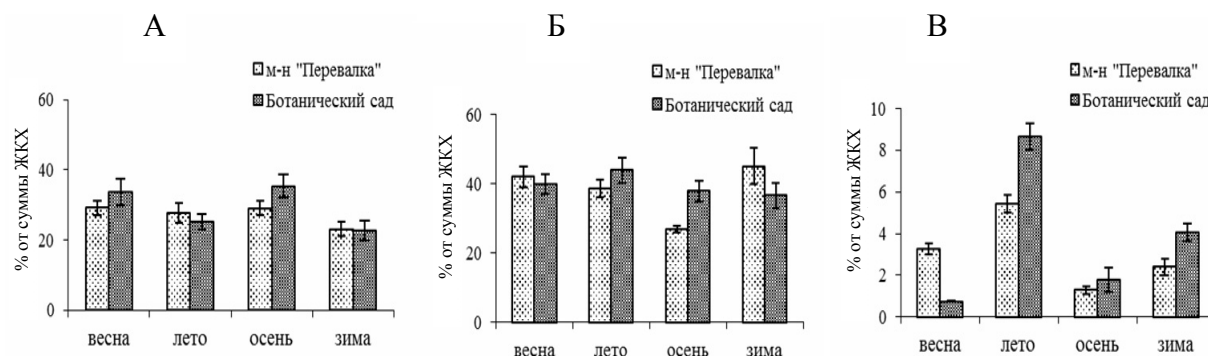


Рис. 2. Сезонная динамика моно- (А), ди- (Б) и триеновых (В) жирных кислот в талломах лишайника *Hypogymnia physodes*

Преобладающими в липидах изученных талломов были диеновые жирные кислоты (рис. 2, Б). При этом в «условно чистом» районе их содержание было относительно стабильным независимо от времени года, тогда как в «условно загрязненном» районе их доля к осени снизилась более чем на 10 % (от суммы жирных кислот), а с наступлением зимнего периода, наоборот, резко возросла на 15 % (от суммы жирных кислот). По всей вероятности, такие изменения обусловлены не только сезонной перестройкой метаболизма лишайников в состоянии низкотемпературной устойчивости меристем и при ее утрате в период вегетации, но и их реакцией на повышенный уровень антропогенной нагрузки в условиях городской среды.

Наиболее существенные различия в сезонной динамике липидов в талломах лишайника были выявлены по накоплению триеновых жирных кислот (рис. 2, В), хотя в общем объеме жирных кислот их доля составляла 9 % (от суммы жирных кислот) и менее. Они преобладали в летний период, что, вероятно, связано с низкой относительной влажностью воздуха. При этом в «условно чистом» районе триеновые жирные кислоты были представлены в основном линоленовой, а в «условно загрязненном» районе доминировала редкая эйкозатриеновая кислота (20:3 ω 3).

По всей вероятности, сезонные изменения моно-, ди- и триеновых жирных кислот, выявленные в талломах лишайника *Hypogymnia physodes*, обитающего в разных по антропогенной нагрузке местах обитания, осуществляются с участием Δ 9-ацил-липидной десатуразы, обеспечивающей образование двойной связи в Δ 9-положении насыщенной стеариновой кислоты (18:0) с преобразованием ее в моноеновую олеиновую кислоту (18:1), которая в дальнейшем служит субстратом для образования ди- и триеновых жирных кислот, регулируя структурное и функциональное состояние мембран (Войников, 2011; Лось, 2014).

Таким образом, независимо от места произрастания в талломах лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. наибольшее содержание суммарных липидов наблюдается в зимний период их развития, в которых основная доля приходится на ненасыщенные жирные кислоты. В связи с этим по данным сезонной динамики содержания липидов в талломах лишайника можно судить о его функциональной активности в течение годовичного цикла. Вместе с тем, на основании жирнокислотного состава липидов установлено, что в «условно чистом» районе стратегия развития лишайника направлена преимущественно на сезонные изменения, а в «условно загрязненном», кроме того, – на устойчивость к действию антропогенных факторов внешней среды.

Авторы благодарят М. К. Ильинову за организацию и помощь в проведении аналитических работ, а также О. Е. Ануфриеву – за участие в полевых работах и помощь в сборе растительного материала.

Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук». Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (ИЛ КарНЦ РАН 0220-2017-0003) и ПетрГУ (5.8740.2017/к).

Литература

- Ветчинникова Л. В., Андросова В. И., Ануфриева О. Е., Морозова И. В., Серебрякова О. С. Особенности жирнокислотного состава липидов таллома лишайника *Нурогумния physodes* (L.) Nyl. // Sciences of Europe. Биологические науки. 2016. Vol. 1, N 7 (7). P. 4–9.
- Войников В. К. Митохондрии растений при температурном стрессе. Новосибирск: академическое изд-во «Гео». 2011. 163 с.
- Голубкова Н. С., Бязров Л. Г. Жизненные формы лишайников и лишеносинузий // Бот. журн. Т. 74, № 6. 1989. С. 794–805.
- Зенова Г. М. Симбиотические организмы, состоящие из гриба и водоросли // Соросовский образовательный журнал. № 6. 1999. С. 30–34.
- Лось Д. А. Десатуразы жирных кислот. М.: Научный мир. 2014. 372 с.
- Сонина А. В. Эпилитные лишайники в экосистемах северо-запада России: видовое разнообразие, экология. Автореф. дис. докт. биол. наук. Петрозаводск. 2014. 47 с.
- Сонина А. В., Андросова В. И. Adaptations of epilithic lichens to the microclimate conditions of the White Sea coast // Czech Polar Reports. 2017. Vol. 7, N 2. P. 2–16.
- Bychek-Guschina I. A. Analysis of Lipids in Lichens // In: Protocols in Lichenology: Culturing, Biochemistry, Ecophysiology and Use in Biomonitoring / Ilse Kranner, Richard Beckett, Ajit Varma, eds. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York in 2002. P. 332–347. DOI 10.1007/978-3-642-56359-1.
- Fadeeva M. A., Manninen O., Syrjänen K. List of lichens and allied fungi collected on Zaonezhye Peninsula // Biogeography, landscapes, ecosystems and species of Zaonezhye Peninsula, in Onega Lake, Russian Karelia. Reports of the Finnish Environment Institute. 2014. Vol. 40. P. 207–222.
- Kotlova E. R., Sinyutina N. F. Changes in the content of individual lipid classes of a lichen *Peltigera aphthosa* during dehydration and subsequent rehydration // Russian Journal of Plant Physiology. 2005. Vol. 52, № 1. P. 35–42.
- Lichen Secondary Metabolites. Bioactive Properties and Pharmaceutical Potential. Ranković B. (Ed.). 2015. 202 p.
- Lyons J. M., Wheaton T. A., Pratt H. K. Relationship between the physical nature of mitochondrial membranes and chilling sensitivity in plants // Plant Physiol. 1964. V. 39. № 2. P. 262–268.
- Recent Advances in Lichenology. Modern Methods and Approaches in Biomonitoring and Bioprospection. Upreti D.K., Divakar P.K., Shukla V., Bajpai R. (Eds.). 2015. Vol. 1. 265 p.
- Temina M., Levitsky D. O., Dembitsky V. M. Chemical constituents of the epiphytic and lithophilic lichens of the genus *Collema* // Records of Natural Products. 2010. Vol. 4, № 1. P. 79–86.

РАСПРОСТРАНЕННОСТЬ ФОМОЗА ПОСАДОЧНОГО МАТЕРИАЛА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ И ЕЛИ ЕВРОПЕЙСКОЙ В ЛЕСНЫХ ПИТОМНИКАХ БЕЛАРУСИ

Середич М. О., Ярмолевич В. А.

Белорусский государственный технологический университет, romina_mo@bk.ru

Фомоз посадочного материала хвойных растений (в англоязычных статьях – Phoma blight) вызывается многими видами грибов из рода *Phoma* Sacc. Болезнь в лесных питомниках впервые зафиксирована в 2011 г с использованием методов молекулярно-генетического анализа (Баранов, Пантелеев, 2010). В настоящее время фомозы выявляется в каждом втором питомнике на усыхающих сеянцах и саженцах хвойных древесных растений (Пантелеев и др., 2016). Вредоносность болезни заключается в усыхании посадочного материала, снижении линейного прироста сеянцев на 23,5–67,0 % (в зависимости от степени развития болезни) (Середич, Ярмолевич, 2017).

Целью данной работы являлось изучение распространенности болезни на сеянцах и саженцах хвойных пород в лесных питомниках Беларуси.

Оценку фитосанитарного состояния посадочного материала хвойных пород проводили общепринятыми в фитопатологии методами (Федоров, 2004; Порядок проведения..., 2010) в течение 2013–2016 гг. на территории 36 питомников в различных лесхозах республики. Общая площадь обследования составила 146,95 га, на участках проведения детального обследования выполнена закладка 457 учетных площадок, общее количество учтенных сеянцев на них – 52, 4 тыс. шт.

Рекогносцировочные и детальные лесопатологические обследования лесных питомников 36 лесхозов позволили установить площадь поражения болезни (табл. 1).

Таблица 1. Встречаемость фомоза на площадях выращивания сосны обыкновенной и ели европейской (полевые исследования, 2013–2016 гг.)

Государственное производственное лесохозяйственное объединение (ГПЛХО)	Обследовано, га	Поражено, га/ %	В т. ч. по древесным видам, га/ %	
			сосна обыкновенная	ель европейская
Брестское	14,66	<u>2,2</u> 15,0	<u>1,5</u> 10,3	<u>0,7</u> 4,7
Витебское	37,01	<u>1,3</u> 3,5	<u>0,4</u> 1,1	<u>0,9</u> 2,4
Гомельское	6,38	<u>0,4</u> 6,3	<u>0,2</u> 3,2	<u>0,2</u> 3,1
Гродненское	26,65	<u>4,0</u> 15,0	<u>1,3</u> 4,8	<u>2,7</u> 10,2
Минское	11,48	<u>0,8</u> 7,0	<u>0,3</u> 2,6	<u>0,5</u> 3,4
Могилевское	50,77	<u>8,1</u> 16,0	<u>0,3</u> 0,6	<u>7,8</u> 15,4
Итого:	146,95	<u>16,8</u> 11,4	<u>4,0</u> 2,7	<u>12,8</u> 8,7

Фомоз выявлен на 11,4 % площади выращивания посадочного материала сосны обыкновенной (*P. sylvestris*) и ели европейской (*P. abies*). Наибольшие площади поражения отмечены в Могилевском ГПЛХО (16,0 %), реже болезнь обнаруживалась в питомниках Витебского ГПЛХО (3,5 %).

По сосне обыкновенной в среднем поражено 2,7 % площади, по ели европейской – 8,7 %.

Одним из важных показателей, характеризующих состояние посадочного материала, является распространенность болезни, выражаемая процентом пораженных растений (Защита растений, 2016). Распространенность фомоза сосны обыкновенной в разрезе ГПЛХО и по отделениям питомника представлена в табл. 2.

Таблица 2. Распространенность фомоза сосны обыкновенной и ели европейской в лесных питомниках Беларуси (полевые исследования, 2013–2016 гг.)

Государственное производственное лесохозяйственное объединение	Распространенность, %				
	сосна обыкновенная		ель европейская		
	отделение питомника				
	открытый грунт	закрытый грунт	открытый грунт		закрытый грунт
посевное			школьное		
Брестское	11,7	1,2	9,7	15,1	11,6
Витебское	6,4	6,2	4,1	6,3	–
Гомельское	12,0	–	–	–	8,8
Гродненское	14,5	–	5,4	19,5	15,1
Минское	17,0	12,5	5,8	13,4	–
Могилевское	18,5	10,4	8,2	22,4	26,7
Среднее значение	13,7	7,7	7,4	15,0	16,2

На сосне наибольшая распространенность фомоза отмечена в Могилевском (18,5 %), наименьшая – в Витебском ГПЛХО (6,4 %). Поражение растений сосны более характерно для отделений питомника открытого грунта, где распространенность составляет 13,7 %. Это примерно в 2 раза выше по сравнению с закрытым грунтом.

Ель европейская в большей степени поражается при выращивании в закрытом грунте (16,2 %), а также в школьном отделении питомников (15,0 %). В посевном отделении распространенность фомоза ели варьируется от 9,7 % на юге республики (Брестское ГПЛХО) до 4,1 % в северной части (Витебское ГПЛХО). Ель в школьном отделении интенсивнее поражена в Могилевском и Гродненском ГПЛХО, распространенность болезни – 22,4 % и 19,5 % соответственно. Во всех случаях, фомозом часто заражаются растения в школах, созданных весной (в связи с ослаблением растений при пересадке).

Следует отметить, что степень поражения различных видов древесных растений (сосны обыкновенной, ели европейской) в целом по Республике Беларусь достоверно не отличается (находится в пределах ошибки среднего значения).

Таким образом, в лесных питомниках Беларуси фомоз распространен на 11,4 % площади выращивания посадочного материала хвойных древесных растений. Сосна обыкновенная поражена на 2,7 % площади, ель европейская – на 8,7 %. Сосна обыкновенная интенсивнее поражается в открытом грунте (распространенность болезни на участках поражения – 13,7 %), ель европейская – в закрытом грунте и школьном отделении (16,2 % и 15,0 % соответственно).

Литература

Баранов О. Ю., Пантелеев С. В. Молекулярно-генетическая диагностика диплоидоза и фомоза – новых инфекционных заболеваний сеянцев ели в Беларуси // Наука о лесе XXI века: материалы междунар. науч.-практ. конф., 17–19 нояб. 2010 г. / Ин-т леса НАН Беларуси; редкол.: А. И. Ковалевич (отв. ред.) [и др.]. Гомель, 2010. С. 134–136.

Пантелеев С. В., Баранов О. Ю., Рубель И. Э., Ярмолович В. А., Дишук Н. Г., Середич М. О. Болезни посадочного материала хвойных пород с закрытой корневой системой в постоянных питомниках Могилевской области по данным молекулярно-фитопатологического обследования // Труды БГТУ. 2016. № 1 (183): Лесное хоз-во. С. 172–176.

Середич М. О. Вредоносность фомоза посадочного материала сосны обыкновенной и ели европейской в лесных питомниках Беларуси / М. О. Середич, В. А. Ярмолович // Современная микология в России. Т. 7. Ред.: Ю. Т. Дьяков, Ю. В. Сергеев. Материалы IV Международного микологического форума. Москва. 12–14 апр. 2017 г. М.: Нац. акад. микол. 2017. С. 116–118.

Федоров Н. И. Лесная фитопатология: учебник. Минск: Белорус. гос. технол. ун-т, 2004. 462 с.

Порядок проведения лесопатологического мониторинга лесного фонда: ТКП 252-2010 (02080). Введ. 01.10.2010. Минск: М-во лес. хоз-ва Респ. Беларусь, 2010. 64 с.

Защита растений. Термины и определения = Ахова раслін. Тэрміны і значэнні: ГОСТ 21507-2013. Взамен ГОСТ 21507-81; введ. РБ 01.08.2016. Минск: Госстандарт, 2016. III, 22 с.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ АГАРИКОМИЦЕТОВ С МИКРОБИОТОЙ ПОЧВ И ПОДСТИЛКИ: РОЛЬ БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВТОРИЧНЫХ МЕТАБОЛИТОВ

Сидорова И. И.

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, irsidor2008@yandex.ru

Почвообитающие агарикомикеты – доминанты микобиоты почв лесных экосистем. Их активно функционирующий мицелий обеспечивает существование и пространственную организацию в почве гифосферы – специфических местообитаний, в которых происходят резкие изменения физических и физико-химических свойств почвы и осуществляются взаимодействия как с минеральными и органическими компонентами почвы, так и контактные и аллелохимические взаимодействия с почвенной биотой. Из мицелия в гифосферу поступают многочисленные органические соединения, в том числе биологически активные вещества (БАВ). В результате здесь происходит существенная перестройка структуры сообществ микобиоты (Великанов, 1997; Сидорова и др., 2017). По значимости гифосфера грибов вполне сопоставима с ризосферой (Timonen, Marschner, 2005; Voronina, Sidorova, 2017).

Экологическая роль БАВ во взаимодействиях между организмами показана в многочисленных исследованиях (Demain, Fang, 2000; Kettering et al., 2004; O'Brien and Wright, 2011; Spiteller, 2015). Агарикомикеты известны как активные продуценты антибиотических веществ (Lorenzen, Anke, 1998; Schöffler, 2018), однако исследования, подтверждающие их экологические функции, немногочисленны и касаются преимущественно защиты субстрата от конкурентов и базидиом от повреждения их насекомыми и другими организмами (Anke, 1995; Spiteller, 2008; De Carvalho, 2015). Ранее на выборке 57 видов агарикомикетов нами было показано широкое распространение у них способности к биосинтезу БАВ и селективирующее действие последних на разные группы почвообитающих микромикетов и бактерий, хорошо согласующееся с типами действия на структуру микобиоты почв (Сидорова, Великанов, 2000). Установлена роль накопления актиномицетов-продуцентов миколитических ферментов и антифунгальных антибиотиков как одного из механизмов перестройки структуры микобиоты в центре кольцевых колоний *Lepista nuda* (Великанов, Сидорова, 2003).

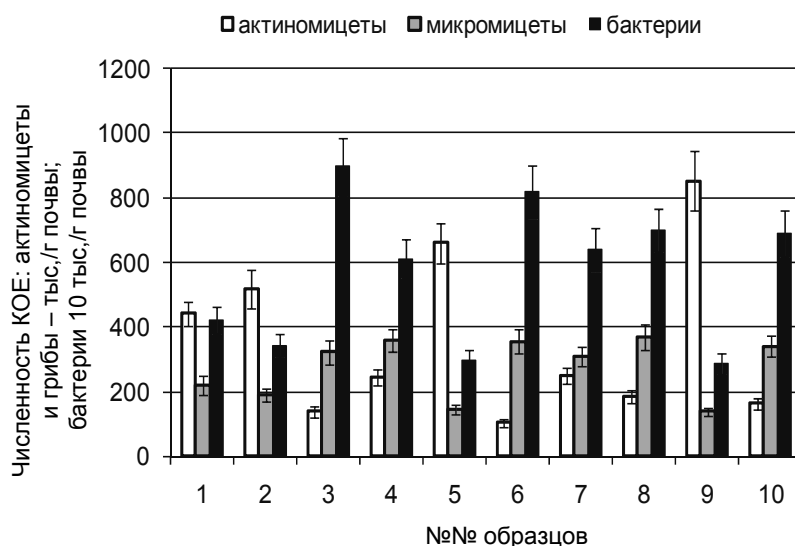
Представленная работа посвящена дальнейшему изучению образования БАВ селективного действия агарикоидами, афиллофороидами и гастероидными агарикомикетами и отбору в их гифосфере микроорганизмов – продуцентов активных метаболитов, влияющих на численность и биоразнообразие тех или иных групп микробиоты.

Полевые исследования и сбор материала проведены на территории лесного массива заказника Звенигородской биостанции имени С. Н. Скадовского МГУ (ЗБС, Московская обл., Одинцовский район 55°41'00''N, 36°43'00''E). В выборку для исследования содержания БАВ в базидиомах вошли 53 вида агарикомикетов из 7 порядков и 19 семейств, принадлежащие к эколого-трофическим группам симбиотрофов, подстилочных и гумусовых сапротрофов. У всех модельных видов определена численность бактерий и микромицетов в гифосфере и контроле и активность водных экстрактов базидиом в отношении 7 тест-объектов.

Водные экстракты из базидиом изученных видов ингибировали рост дрожжей и/или грамположительных бактерий, а также почвенных микромицетов, обычно элиминируемых в зоне активного роста колоний агарикомикетов. В то же время *Pseudomonas fluorescens* и некоторые другие бактерии и актиномицеты, изолированные из колоний агарикомикетов, устойчивы к действию образуемых ими метаболитов. Полученные данные хорошо согласуются с типичным действием изученных видов на структуру биоты почв и свидетельствуют о перспективности разработки положения об образовании грибами этой группы биологически активных веществ селективного действия как механизме их регуляторного действия.

В ряде случаев, отсутствие изменений численности микромицетов и бактерий в гифосфере связано с малой биомассой мицелия сапротрофов, как у видов из рода *Mycena*. В то же время, и у видов с большой биомассой мицелия, кольцевыми колониями и матами не наблюдается однотипное действие на микробиоту. Примером могут служить *C. nebularis*, *Ampulloclitocybe clavipes*, *L. nuda* и *Gymnopus peronatus* с типичным 1 типом действия и *Gymnopus confluens*, имеющий 4 тип действия (Сидорова и др., 2017). В таких случаях причина различий – образование БАВ с разными спектрами действия.

Интересное явление наблюдалось в образцах из 10 колоний *Lycoperdon perlatum* (рис.). В них отмечен сильный разброс численности КОЕ актиномицетов, что сопровождалось значимыми различиями в численности других групп микробиоты гифосферы. Коэффициент корреляции между численностью КОЭ актиномицетов и микромицетов составлял $-0,90$, актиномицетов и бактерий – $-0,86$. Бактерии и микромицеты взаимно практически не влияли на численность (коэффициент корреляции $0,80$). Анализ причин этого взаимодействия показал, что указанные образцы гифосферы различались не только по численности КОЕ актиномицетов, но и по их биологической активности. Доля изолятов актиномицетов, ингибирующих рост 8 тест-микромицетов, колебалась в них от 16 до 80 %%, а образующих антибактериальные БАВ – от 21 до 84 %%.



Численность КОЕ актиномицетов, бактерий и микромицетов в гифосфере 10 колоний *Lycoperdon perlatum*

Исследовано образование БАВ микромицетами и бактериями, изолированными из контрольной почвы и гифосферы 10 видов агарикомицетов с разными типами влияния на микробиоту. В гифосфере *Hydnum repandum* и *Polyporus umbellatus* отмечено сокращение численности КОЕ микромицетов и бактерий на фоне значительного роста численности актиномицетов, в том числе продуцирующих БАВ. Увеличение численности КОЕ бактерий при сокращении численности микромицетов и актиномицетов в гифосфере *Ramaria eumorpha* и *R. flava* было связано с доминированием в сообществе псевдомонад, образующих БАВ с широким спектром действия. Снижение численности КОЕ актиномицетов в 4,3 раза и представленности продуцентов антифунгальных БАВ в гифосфере *Phallus impudicus* и *Scleroderma citrinum* сопровождалось статистически значимым повышением численности КОЕ микромицетов и бактерий. У микромицетов, развивающихся в гифосфере изученных агарикомицетов, увеличение числа продуцентов БАВ не отмечено.

Показано образование БАВ в гифосфере *Lepista nuda*, *Clitocybe odora* и *Rhodocollybia butyracea* в естественных местообитаниях этих видов и в модельных экспериментах на природных субстратах.

Полученные данные свидетельствуют об образовании биологически активных веществ в гифосфере как самими агарикомицетами, так и селектируемыми ими микроорганизмами как одним из важных механизмов регуляции структуры микробных сообществ почв при участии агарикомицетов.

Гифосфера агарикомицетов может служить перспективным источником новых продуцентов биологически активных веществ.

Литература

Великанов Л. Л. Роль грибов в формировании мико- и микробиоты почв естественных и нарушенных биоценозов и агроэкосистем. Автореф. дис.... д-ра биол. наук. М., 1997. 32 с.

Великанов Л. Л., Сидорова И. И. Пространственная организация мико- и микробиоты почвы в кольцевых колониях агарикоидных базидиомицетов (на модели подстилочного сапротрофа *Lepista nuda*) // Микология и фитопатология, 2003. Т. 37. Вып. 4. С. 18–27.

Сидорова И. И., Александрова А. В., Воронина Е. Ю. Микробиота гифосферы агарикомицетов с разным трофическим статусом: численность культивируемых бактерий и микромицетов. Микология и фитопатология, 2017. Т. 51. Вып. 2. С. 78–89.

Сидорова И. И., Великанов Л. Л. Биологически активные вещества агарикоидных базидиомицетов и их возможная роль в регуляции структуры мико- и микробиоты в почвах лесных экосистем. I. Антибиотическая активность водных экстрактов из базидиом некоторых доминантных агарикоидных базидиомицетов // Микология и фитопатология, 2000. Т. 34. Вып. 3. С. 11–17.

Anke T. The antifungal strobilurins and their possible ecological role. Canad.J.Bot., 1995. Vol. 73. P. 940–945.

De Carvalho M. P., Türk P., Abraham W.-R. Secondary metabolites control the associated bacterial communities of saprophytic Basidiomycotina fungi. Microbes Environ., 2015. Vol. 30. P. 196–198.

Demain A. L., Fang A. The Natural Functions of Secondary Metabolites. In: Fiechter A. (eds) History of Modern Biotechnology I. Advances in Biochemical Engineering / Biotechnology, Springer, Berlin, Heidelberg, 2000. Vol. 69. P. 1–39.

Kettering M., Sterner O., Anke T. Antibiotics in the chemical communication of fungi. Zeitschr. Naturforsch. 2004. Vol. 59. P. 816–823.

Lorenzen K., Anke T. Biologically active metabolites from basidiomycetes. Curr. Org. Chem., 1998. Vol. 2. P. 329–364.

O'Brien J., Wright G. D. An ecological perspective of microbial secondary metabolism. Curr. Opin. Biotech. 2011. Vol. 22. P. 552–558.

Schöffler A. Secondary Metabolites of Basidiomycetes. In: Anke T., Schöffler A. (eds) Physiology and Genetics. The Mycota (A Comprehensive Treatise on Fungi as Experimental Systems for Basic and Applied Research), 2018. Vol. 15. Springer, Cham 231–275.

Spiteller P. Chemical defence strategies of higher fungi. Chem.Eur. J. 2008. Vol. 14. P. 9100–9110.

Spiteller P. Chemical ecology of fungi. Nat.Prod.Rep., 2015. Vol. 32. P. 971–993.

Timonen S., Marschner P. Mycorrhizosphere concept In: Mukerji K.G., Manoharachary C., Singh J.(eds.). Microbial activity in the rhizosphere. Berlin, Springer Verlag, 2005. P. 155–172.

Voronina E. Yu, Sidorova I. I. Rhizosphere, mycorrhizosphere and hyphosphere as unique niches for soil-inhabiting bacteria and micromycetes. In: Singh H.B., Sarma B.K., Keswani C. (eds) Advances in PGPR Research, CABI, 2017. P. 165–186.

МОРФО-АНАТОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЭКТОМИКОРИЗ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ НА СЕВЕРНОМ И ПРИПОЛЯРНОМ УРАЛЕ

Сизоненко Т. А., Дубровский Ю. А.

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН, tvor.83@mail.ru

Лиственница сибирская, как и все виды рода *Larix*, является облигатно микоризным видом. Для лиственницы характерны низкая встречаемость активных микоризных окончаний и неоднородное распределение тонких корней (Leski, Rudawska, 2012). В то же время, лиственница отличается высокой пластичностью и хорошо приспосабливает свою корневую систему под конкретные экологические условия (Кулагин, Зайцев, 2008). Существенная роль устойчивости лиственницы к экстремальным условиям среды принадлежит ее корням, в которых выявлен ряд изменений в структурно-функциональной организации, обеспечивающих жизнедеятельность дерева при гипотермии (Прокушкин, Абаимов, 2008). В Республике Коми лиственница сибирская приурочена в основном к горным экосистемам Урала, где формирует верхнюю границу леса, что делает ее хорошим модельным объектом для проведения биологических исследований в средовых градиентах в условиях высотной поясности.

Цель работы – изучить и сравнить особенности формирования эктомикориз *Larix sibirica* Ledeb. в разных типах растительных сообществ вдоль высотного градиента в пределах Северного и Приполярного Урала. Образцы тонких корней лиственницы с микоризами отбирали в пяти сообществах зеленомошного типа и шести сообществах травяного типа. Для определения экологических параметров фитоценозов использовали методы фитоиндикации. Отношение видов к основным факторам среды (увлажнение, богатство минеральным азотом, кислотность почв и фактор освещенности) определяли при помощи адаптированных для территории Республики Коми экологических шкал Г. Элленберга (Дегтева, Новаковский 2012). Пробные площади расположены в среднегорных (500 м над уровнем моря и выше) и низкогорных (от 499 м над уровнем моря и ниже) местоположениях. Характеристика фитоценозов приведена в табл. 1.

Таблица 1. Характеристика фитоценозов

Номер ПП	Ассоциация	Высота над ур. моря, м	Сомкнутость древостоя	Число видов сосудистых	Экологические параметры сообществ			
					N	R	L	F
Зеленомошный тип								
65–16	<i>Piceetum myrtilloso-hylocomiosum</i>	360	0,6	16	3,1	3,2	5,5	6,7
143–15	<i>Laricetum myrtilloso-hylocomiosum</i>	407	0,45	23	2,6	2,7	5,7	5,9
70–15	<i>Laricetum myrtilloso-hylocomiosum</i>	412	0,3	16	2,7	2,7	5,9	6,2
60–16	<i>Laricetum avenelloso-myrtilloso-hylocomiosum</i>	552	0,25	10	2,5	2,7	6,4	5,4
56–16	<i>Laricetum avenelloso-myrtilloso-hylocomiosum</i>	577	0,2	10	2,4	2,5	7,1	6,7
Травяной тип								
52–15	<i>Laricetum bistortosum</i>	442	0,45	19	4,0	3,4	5,7	6,8
55–16	<i>Montano-Betuletum calamagrostidosum</i>	483	0,4	33	3,5	3,8	6,6	7,3
10–16	<i>Montano-Betuletum calamagrostidosum</i>	485	0,4	37	3,3	3,7	6,5	6,7
38–16	<i>Laricetum bistortosum</i>	500	0,5	11	2,8	2,9	7,0	8,1
67–16	<i>Montano-Betuletum avenellosum</i>	520	0,45	28	3,1	2,9	6,4	7,3
43–16	<i>Montano-Betuletum avenellosum</i>	572	0,3	27	3,2	2,9	6,3	7,2

Примечание. F – балл по шкале увлажнения, N – балл по шкале богатства почв азотом, R – балл по шкале кислотности почвы, L – балл по шкале освещенности

Микоризы лиственницы были представлены эумицетными хальмофаговыми эктомикоризами (Селиванов, 1981), включая четыре подтипа плектенхиматических чехлов, три подтипа псевдопаренхиматических чехлов, а также двойные и бесструктурные чехлы (табл. 2). В сообществах зеленомошного типа обнаружено четыре подтипа чехлов. Максимальная доля приходилась на бесструктурные чехлы (52 %). Псевдопаренхиматические чехлы составляли 34 %, плектенхиматические чехлы – 14 %. Сообщества травяного типа характеризовались большим разнообразием чехлов (9 подтипов). При этом максимальное относительное обилие было отмечено для плектенхиматических чехлов (49 %) и бесструктурных чехлов (42 %). На долю псевдопаренхиматических чехлов приходилось 9 % от общего их количества.

Таблица 2. Относительное обилие (%) подтипов грибных чехлов эктомикоризных корней *Larix sibirica* в разных сообществах

Номер ПП	Группы подтипов и подтипы микоризных чехлов									Общее число оконча- ний
	плектенхиматические				псевдопаренхиматические			двойные	бесструк- турные	
	A	B	Bч	E	F	Fч	H	O	RS	
Зеленомошный тип										
65–16	–	14	–	–	81	–	–	–	5	81
143–15	–	50	–	–	10	–	–	–	40	40
70–15	–	13	–	–	80	7	–	–	–	30
60–16	–	10	–	–	–	–	–	–	90	80
56–16	–	–	–	–	–	–	–	–	100	55
Травяной тип										
52–15	–	26	–	–	25	7	–	–	42	31
55–16	3	15	–	–	–	–	–	–	82	33
10–16	2	36	–	1	–	3	9	5	44	89
38–16	–	75	–	–	–	–	–	–	25	77
67–16	–	36	6	–	–	–	–	–	58	52
43–16	–	55	8	–	1	–	9	–	27	78

Примечание. – чехлов данного типа не обнаружено.

Согласно нашим данным (табл. 3), уровень разнообразия типов грибных чехлов демонстрировал значимую положительную корреляцию с баллом шкалы кислотности почвы. В более кислых почвах число типов чехлов снижалось.

Таблица 3. Корреляция разнообразия типов грибных чехлов эктомикориз *Larix sibirica* с основными параметрами исследуемых сообществ, N = 11

	H	F	L	N	R	Larix H	Larix D
число подтипов чехлов	–0,111	0,07	–0,251	0,573	0,614*	–0,023	–0,022

Примечание. H – высота над уровнем моря, F – увлажненность, L – освещенность, N – содержание азота, R – кислотность почв, Larix H – высота деревьев, Larix D – диаметр деревьев, * – значения, достоверные при $p < 0,05$.

Интенсивность микоризации лиственницы в исследуемых сообществах варьировала от 64 до 100 % и не зависела от высоты над уровнем моря, экологических условий фитоценозов, уровня видового разнообразия сосудистых растений и от характеристик древостоя.

В сообществах зеленомошного типа по сравнению с травяными достоверно выше длина и общий поперечный размер корневого окончания. Были отмечены большие размеры как растительного (диаметр корня) так и грибного симбионта (толщина чехла и доля объема чехла) (табл. 4, 5). Кроме того, в данных сообществах наблюдали более высокую встречаемость таниновых клеток в коре корня. В сообществах травяного типа была отмечена более высокая по сравнению с зеленомошным типом плотность эктомикориз, доля немикоризных корневых окончаний и доля окончаний с утерянными тургором.

С увеличением высоты над уровнем моря в обоих типах исследуемых сообществ увеличивалась плотность эктомикориз и доля таниновых (отмерших) клеток в коре корня. При этом все остальные количественные показатели эктомикориз (длина, диаметр эктомикоризы, диаметр собственно корня, толщина и объемная доля грибного чехла) снижались.

Таблица 4. Результаты дисперсионного анализа параметров строения эктомикоризных корней *Larix sibirica*

Фактор	Параметры						
	диаметр эктомикоризы	диаметр собственно корня	толщина чехла	доля объема чехла	доля слоев танниновых клеток	плотность эктомикориз	длина эктомикориз
	<i>F</i> (1;648)	<i>F</i> (1;648)	<i>F</i> (1;648)	<i>F</i> (1;648)	<i>F</i> (1;648)	<i>F</i> (1;224)	<i>F</i> (1;366)
Высота	64,62***	40,13***	109,42***	75,62***	79,08***	19,55***	11,34***
Тип насаждения	34,02***	31,29***	13,47***	6,02*	12,80***	7,99**	11,04***

Примечание. *df* – число степеней свободы; *F* – значение критерия Фишера и уровень его значимости: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

Анализ изменчивости исследуемых параметров микориз внутри выделенных типов показал, что по мере увеличения высоты над уровнем моря и уменьшения богатства почв в сообществах зеленомошного типа толщина грибных чехлов ($R = -0,94$, $N=5$, $P < 0,05$ и $R = 0,77$ соответственно) и объемная доля грибных чехлов в окончании ($R = -0,94$, $N=5$, $p < 0,05$ и $R = 0,73$ соответственно) снижались, незначимо увеличивалась доля таниновых клеток ($R = 0,78$ и $R = -0,78$ соответственно). С увеличением высоты над уровнем моря наблюдалась тенденция к снижению диаметра и длины эктомикоризных корней ($R = -0,68$ и $R = -0,71$ соответственно). Для показателя количества немикоризных корней была выявлена прямая корреляция с сомкнутостью крон древостоя ($R = 0,92$, $N=5$, $p < 0,05$).

В сообществах травяного типа при увеличении абсолютной высоты возрастала плотность микоризных корневых окончаний ($R = 0,85$, $N=6$, $p < 0,05$) незначимо снижался диаметр эктомикоризы ($R = -0,63$). При снижении богатства почвы наблюдалась тенденция к увеличению доли окончаний с таниновыми клетками ($R = -0,52$), снижались диаметр корневого окончания ($R = 0,66$) и толщина чехла ($R = 0,65$). Параметр плотности эктомикориз показал обратную корреляцию с сомкнутостью крон древостоя ($R = -0,85$, $N=6$, $p < 0,05$).

Таблица 5. Количественные показатели строения эктомикориз *Larix sibirica* в исследуемых сообществах

Номер ПП	Доля немикоризных корней, %	Диаметр эктомикориз, мкм	Диаметр корня, мкм	Встречаемость таниновых клеток, %	Доля окончаний с утеранным тургором, %	Толщина грибного чехла, мкм	Доля объема грибного чехла, %
Зеленомошный тип							
70–15	0	586,8±20,7	536,2±13,8	28,1±5,1	5,1	25,3±0,8	16,8±0,6
143–15	2,4	421,8±11,0	379,3±8,3	87,6±4,6	4,6	21,3±3,2	17,5±1,9
60–16	0	449,9±14,5	423,3±14,0	97,5±1,8	1,8	13,3±0,7	11,7±0,6
56–16	0	371,6±6,7	361,1±6,6	100	0	5,2±0,2	5,6±0,2
65–16	2,4	533,8±9,5	484,1±8,8	37,8±3,2	3,2	24,9±0,6	17,8±0,3
Травяной тип							
52–15	0	526,5±15,8	469,6±13,4	43,0±6,5	6,5	28,4±2,8	19,9±1,5
38–16	11,1	431,3±8,1	405,0±7,7	78,1±3,3	3,3	13,2±0,6	11,8±0,5
10–16	1,1	427,0±8,2	395,1±6,6	59,4±3,2	3,2	15,8±1,4	13,3±0,9
55–16	35,9	386,8±9,9	372,6±9,1	73,2±6,4	6,4	7,1±0,9	7,0±0,7
43–16	0	410,8±5,7	380,6±5,3	65,8±4,1	4,1	15,1±1,0	13,8±0,8
67–16	2,4	388,1±11,3	373,8±11,2	43,4±3,6	3,6	7,2±0,5	7,4±0,5

Примечание. В таблице указаны стандартные ошибки.

В целом, все исследованные параметры эктомикориз лиственницы сибирской показали зависимость от изменений условий местообитаний. С ухудшением экологических условий (факторы влажности, богатства и кислотности почв) и увеличением высоты над уровнем моря снижался уровень разнообразия наборов чехлов эктомикориз, в структуре этих наборов увеличивалось содержание нефункциональных бесструктурных и более развитых псевдопаренхиматических чехлов (Веселкин, 2005). Эта закономерность была подтверждена результатами измерений количественных показателей эктомикориз. С увеличением высоты и ухудшением экологических условий, мы обнаружили снижение линейных параметров строения эктомикориз лиственницы, которое сопровождалось компенсаторным увеличением плотности эктомикориз. Данный факт является одной

из важных адаптивных реакций лиственницы, которая позволяет этому виду уверенно чувствовать себя в суровых условиях – доминировать в древостоях высокогорий северной части Урала и формировать верхнюю границу леса в районе исследований.

Работа выполнена в рамках плановой темы НИР «Пространственно-временная динамика структуры и продуктивности фитоценозов лесных и болотных экосистем на европейском Северо-Востоке России» АААА-А17-117122090014-8.

Литература

Leski T., Rudawska M. Ectomycorrhizal fungal community of naturally regenerated European larch (*Larix decidua*) seedlings // *Symbiosis*. 2012. Vol. 56. P. 45–53.

Веселкин Д. В. Реакция эктомикориз *Pinus sylvestris* L. на техногенное загрязнение различных типов // *Сибирский экологический журнал*. 2005. Т. 12. № 4. С. 22–29.

Дегтева С. В., Новаковский А. Б. Эколого-ценотические группы сосудистых растений в фитоценозах ландшафтов бассейна верхней и средней Печоры. Екатеринбург. 2012. 182 с.

Кулагин А. А., Зайцев Г. А. Лиственница Сукачева в экстремальных лесорастительных условиях Южного Урала. М.: Наука, 2008. 172 с.

Прокушкин С. Г., Абаимов А. П. Толерантность лиственницы Гмелина к гипотермии // *Хвойные бореальной зоны*. 2008. Т. XXV. № 3–4. С. 196–202.

Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.

ЭКОТОПИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЭПИЛИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ В СКАЛЬНЫХ ТИПАХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ НА ТЕРРИТОРИИ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

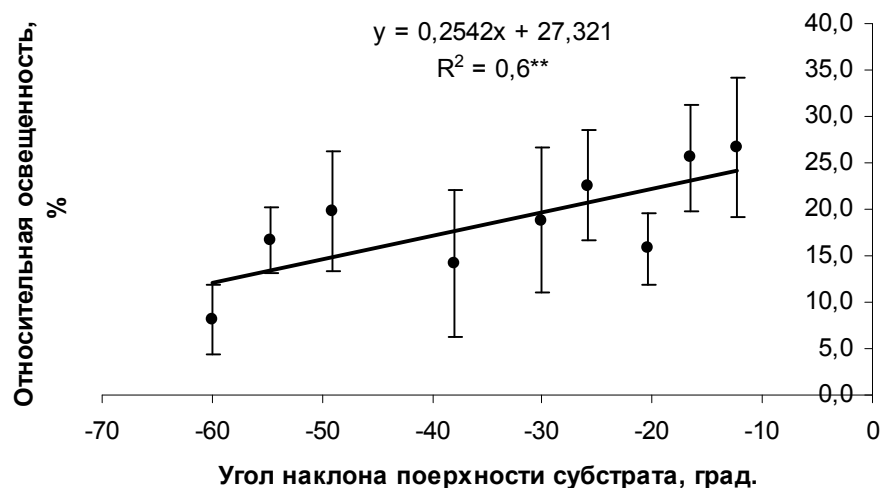
Сонина А. В.

Петрозаводский государственный университет, angella_sonina@mail.ru

Исследование выполнено в скальных лесных сообществах в пределах подзоны средней тайги на территории Петрозаводского городского округа (Ботанический сад ПетрГУ) и северной тайги на возвышенностях (Муройгора, Оловгора) кряжа Ветреный Пояс (Архангельская область). Разнообразие условий обитания для эпилитных лишайников достигается на уровне макроусловий, которые создаются типом леса, мезоусловий, что связано с расположением исследуемой скальной поверхности в пределах рельефа склона, и микроусловий, связанных со структурой субстрата, условиями освещенности и влажности (Сонина, 2014). На территории Ботанического сада исследование выполнено в сосняках разнотравных в условиях разной антропогенной нагрузки (зона рекреации, пирогенное восстановление – 20 летняя давность). На Муройгоре – еловые и сосновые сообщества: на вершине формируется ельник скальный черничный, в центральной части склона – сосняк скальный лишайниково-зеленомошный, в основании – ельник черничный зеленомошный. В условиях Оловгоры на протяжении всего склона формируются еловые растительные сообщества. Растительный комплекс исследованных возвышенностей за последние 150 лет не был подвержен нарушениям по результатам анализа кернов деревьев (Тарасова, Сонина, 2012).

Анализ характеристик лишайникового покрова (число видов в описании, общее проективное покрытие лишайников в описании, оцененное с помощью рамки 10×20 см) в зависимости от параметров среды (угол наклона скальной поверхности, освещенность, измеренная люксметром) позволил выявить три группы биотопов. При этом угол наклона скальной поверхности, который отражает как количество приходящей радиации, так и условия влажности, и измеренная относительная освещенность показывают значимую связь ($R^2=0,8-0,4$; $P\leq 0,05$). Отрицательно наклоненные поверхности (острые углы, положение лишайникового покрова под камнем) получают мало света, уровень освещенности повышается с увеличением угла по направлению к 0° , т. е. к вертикальной поверхности (рис. А). Приход света продолжает увеличиваться от вертикальных к горизонтальным положительно наклоненным поверхностям (рис. Б). И эта закономерность сохраняется во всех исследованных районах. Таким образом, в зависимости от освещенности выделяются три типа экотопов: I тип – горизонтальные отрицательно наклоненные поверхности, II тип – вертикальные, III тип – горизонтальные положительно наклоненные поверхности.

Первый тип представляет собой поверхность, расположенную под камнем ($-10...-65^\circ$), здесь складываются специфические условия: недостаток света (затененные участки), повышенная влажность (под камнями дольше задерживается снег, лед), температуры ниже, чем на открытых освещенных участках. Характеристики петрографии субстрата различаются многообразием, здесь отмечены мелко-, средне- и крупнозернистые поверхности с трещинами и сколами. Приход светового потока не превышает 30 %, может составлять не более 5 %.



А



Б

Относительная освещенность местообитания в зависимости от угла наклона скальной поверхности на примере Оловгоры:

А – отрицательно наклоненные горизонтальные поверхности,

Б – положительно наклоненные горизонтальные поверхности

Лишайники, которые поселяются в таких условиях, являются либо сциофитами – не требовательными к условиям освещенности, либо семигелиофитами, имеющими широкие экологические возможности по отношению к световому фактору. В данных условиях обитают в среднем не более 6 видов лишайников. Доминантами по значениям встречаемости и значениям покрытия на Муройгоре являются *Lepraria neglecta* (Nyl.) Lettau с лепрозным талломом, *Rhizocarpon hochstetteri* (Körb.) Vain. с накипным талломом, *Cystocoleus ebeneus* (Dillwyn) Thwaites – карликово-кустистый и *Arcthoparmelia centrifuga* (L.) Hale с листоватым талломом. На Оловгоре выделяются три вида, доминирующие в лишенопокрове: *Lepraria* cf. *incana* (L.) Ach., *Cystocoleus ebeneus* и *Arcthoparmelia centrifuga*. В Ботаническом саду в таких местообитаниях доминируют *Psilolechia lucida* (Ach.) M. Choisy, *Lepraria neglecta*, *Lepraria borealis* Lohtander & Tønsberg.

Чаще и обильнее других встречаются лепрарии: *Lepraria incana* и *Lepraria borealis* типичны для затененных местообитаний, *Lepraria neglecta* – вид, для которого в литературе отмечено предпочтение к освещенным местообитаниям (The lichen flora..., 1992). *Arcthoparmelia centrifuga* обитает на более или менее освещенных участках, поэтому на отрицательно наклоненных поверхностях она встречается ближе к вертикальным. Эти виды чаще формируют одновидовые скопления: на камнях образуются хорошо заметные пятна серого (если пятно сформировано видами рода *Lepraria*), ярко-желтого (*Psilolechia lucida*) или черного (*Cystocoleus ebeneus*) аспектов. Общее покрытие видов в описании может составлять от 10 до 60 %.

Общая характеристика эпилитного лишайникового покрова: число видов лишайников в описании изменяется в зависимости от увеличения освещенности местообитаний. При выходе на вертикальную поверхность камня число видов в описании значительно увеличивается на Муройгоре, на Оловгоре и в Ботаническом саду т. е. в условиях как еловых, так и сосновых лесных скальных сообществ в подзоне средней и северной тайги.

Второй тип экотопа – вертикальные поверхности (–10...+10) характеризуются разнообразными субстратными условиями, как и первый тип. На вертикальные поверхности приходится в среднем 50 % освещенности. Условия освещенности здесь существенно изменяются от экспозиции поверхности, от времени суток и от местоположения камня внутри рассматриваемого сообщества (на открытом месте находится камень или под пологом древесного яруса). Здесь встречаются порядка 20 видов лишайников в условиях подзоны северной тайги в ненарушенных местообитаниях. В условиях Ботанического сада число видов лишайников не превышает 6 в описании.

При переходе от отрицательно наклоненных поверхностей к вертикальным в покрове еще доминируют *Lepraria neglecta* и *Arcthoparmelia centrifuga*, что указывает на их светолюбие и широкую экологическую амплитуду к условиям освещенности. В зависимости от микроусловий на таких поверхностях доминантами выступают накипные виды ризокарпонов, или порпидий, или листоватые, такие как *Parmelia omphalodes* (L.) Ach. (Оловгора), *P. saxatilis* (Ботанический сад). Лишайниковые синузии становятся многовидовыми, куда включается большее число видов листоватых жизненных форм. Это указывает на последовательную сукцессионную смену в развитии эпилитного лишайникового покрова в ненарушенных сообществах.

С увеличением угла наклона поверхности, при переходе от вертикальных поверхностей к горизонтальным положительным, число видов лишайников в описании и общее покрытие в среднем также не изменяются ни на Муройгоре, ни на Оловгоре, что, вероятно, связано со сменой видов лишайников в зависимости от светового режима местообитания. В условиях даже незначительного антропогенного пресса число видов лишайников сохраняет тенденцию к увеличению, а общее покрытие лишайников в описании значительно снижается.

Третий тип экотопов – положительно наклоненные поверхности (+1...+90°). Эти экотопы более освещены, уровень освещенности местообитания может составлять от 30 до 100 %. Условия освещения на таких типах поверхностей зависят, главным образом, от местоположения камня в фитоценозе. Третий тип характеризуется многообразием субстратных условий, которые зависят от степени зернистости субстрата. Именно для этого экотопа большое значение начинает играть структура субстрата (степень его проработки – наличие ямок, трещин и пр.).

Меньшее число видов в описании (в среднем в описании не более 6–4 видов лишайников), чем, например, на вертикальных поверхностях, может быть связано с межвидовой конкуренцией, которая возникает здесь как между лишайниками, осваивающими более благоприятные местообитания, так и со стороны мохообразных. Доминирование почти в 50 % описаний листоватых видов *Arcthoparmelia centrifuga* (Муройгора, Оловгора) и *Parmelia saxatilis* (Ботанический сад) свидетельствует о стадии развития лишайного покрова с преобладанием листоватых жизненных форм. Доминирование почти в трети описаний накипных лишайников свидетельствует об участках на скальной поверхности со слабой проработкой субстрата и развитием лишайного покрова на начальной стадии. Это, по-видимому, результат довольно суровых условий, которые складываются в скальных типах сообществ для лишайников.

Таким образом, выделенные типы экотопов отличаются углом наклона скальной поверхности, перераспределением основных факторов абиотической среды (освещенности и влажности), видовым составом и количественными характеристиками лишайникового покрова.

Проведенное эколого-ценотическое исследование эпилитного лишайникового покрова в скальных растительных сообществах в пределах климатического градиента показало, что большое значение для формирования эпилитного покрова играет угол наклона поверхности субстрата, который в свою очередь опосредованно связан с условиями освещенности и влажности местообитания. Выявлена общая закономерность: с увеличением угла наклона поверхности, то есть при переходе от отрицательно наклоненной горизонтальной поверхности к вертикальной число видов и покрытие лишайников значительно увеличивается. На положительно наклоненных поверхностях, как вертикальных, так и горизонтальных в условиях и северной и средней подзон тайги ни число видов, ни общее среднее покрытие лишайников значительно не изменяются. Установлено, что антропогенный фактор (даже незначительное его влияние, например, вытаптывание) оказывает негативное влияние на состояние эпилитного лишайникового покрова (число видов и общее покрытие в описаниях значительно уменьшается с выходом на положительно наклоненные горизонтальные поверхности). При отсутствии нарушений и наличии большого числа микроних (микроместообитаний) эпилитный лишайниковый покров развивается по естественному направлению в сукцессионном ряду от накипных лишайников к листоватым и кустистым.

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта «Комплексная оценка восстановительного потенциала мохового и лишайникового покрова в ходе вторичных автогенных сукцессий в таежных экосистемах Северо-Запада России» (Госзадание Минобрнауки 5.8740.2017/БЧ).

Литература

Сонина А. В. Экологическое распространение эпилитных лишайников в скальных лесных сообществах Архангельской области // Учен. зап. Петрозаводского гос. ун-та. Сер. Естеств. и техн. науки. 2014. № 2 (139). С. 28–32.

Тарасова В. Н., Сонина А. В. Формирование напочвенного покрова в зависимости от глубины залегания кристаллических пород в скальных лесных сообществах Водлозерского национального парка (Архангельская область) // Изв. Самарского научного центра РАН. Т. 14. 2012. № 1 (5). С. 1379–1382.

The Lichen flora of Great Britain and Ireland / Ed. by O. W. Purvis, B. J. Coppins, D. L. Hawksworth, P. W. James & D. M. Moore. 1992. 710 p.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ В АДАПТИВНОЙ СТРАТЕГИИ ЛИШАЙНИКОВ РОДА *UMBILICARIA* В СКАЛЬНЫХ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ НА ТЕРРИТОРИИ КАРЕЛИИ

Сонина А. В., Цунская А. А.

*Петрозаводский государственный университет,
angella_sonina@mail.ru, anna.tsunskaya@gmail.com*

Биологическая адаптация симбиотического организма включает как адаптацию каждого из симбионтов к условиям среды, так и приспособление организма в целом. Вместе симбионты лишайников формируют уникальную структуру таллома, в которой они оказывают друг на друга взаимное влияние (Spribille et al., 2016). Грибной компонент образует внешние слои таллома (верхний и нижний коровые), контактирующие с окружающей средой, тем самым создавая микроусловия для фотобионта (Palmqvist et al., 2002). В то же время, предположение о ведущей роли фотобионта аргументированно высказывается в ряде работ по изучению адаптаций эпилитных (Сонина, Марковская, 2013) и эпигейных (Андросова и др., 2015) лишайников к разнообразным условиям освещенности местообитаний. Актуальным является вопрос о вкладе каждого из бионтов в адаптацию видов лишайников как целостных организмов.

Целью работы было выявление анатомических и физиологических особенностей лишайников рода *Umbilicaria*, обитающих в скальных лесных экосистемах на территории Карелии.

Род *Umbilicaria* включает более 90 видов облигатных эпилитов, распространенных по всему земному шару, с наибольшим разнообразием в холодно-умеренных и холодных областях Северного и Южного полушарий. В данной работе исследованы два вида из рода *Umbilicaria*: *U. deusta* и *U. hyperborea*. Это макролишайники с умбиликатным морфотипом таллома. Для данных видов фототрофный бионт – зеленые одноклеточные водоросли рода *Trebouxia* (Purvis et al., 1992).

Исследование проводилось на территории Карелии в скальных сообществах средней тайги (урочище Чертов Стул, Ботанический сад ПетрГУ Петрозаводского городского округа; территория отработанного карьера малинового кварцита в пос. Кварцитный Прионежского района) и северной тайги (ГПЗ «Костомукшский»). Всего было собрано 11 образцов талломов лишайников (в каждом по 10–20 талломов): 4 образца в кварцитном карьере (2 – *U. deusta*, 2 – *U. hyperborea*), 4 образца в пределах урочища Чертов Стул – Ботанический сад ПетрГУ (3 – *U. deusta*, 1 – *U. hyperborea*) и 3 образца (3 – *U. hyperborea*) на территории Костомукшского государственного заповедника. Отбор талломов лишайников производился в местах с высоким обилием исследованных видов (80–100 % покрытия) на учетных площадках 0,25 × 0,25 м. Талломы старались отбирать одного размера и со схожими морфологическими признаками (одного онтогенетического состояния).

В лабораторных условиях выполнено определение видов лишайников стандартными лихенологическими методами (Сонина и др., 2006). Анатомические исследования включали измерение толщины анатомических слоев: верхнего и нижнего корового, альгального и сердцевинного с помощью окуляр-микрометра. Определение фотосинтетических пигментов выполнено методом экстракции (Сапожников и др., 1978) спектрофотометрически (UNICO SPECTROPHOTOMETER 2800). Для обработки данных использованы методы вариационной статистики (Ивантер, Коросов, 2010).

Анализ анатомического строения талломов двух видов лишайников говорит о значительном варьировании всех анатомических слоев (табл. 1). Менее варьирует ширина талломов у *U. hyperborea* (CV не превышает 20 %), тогда как ширина верхнего корового слоя, образованного микобионтом, высоко изменчива (CV от 24 % до 42 %). Обращает внимание ширина альгального слоя у вида *U. hyperborea* в условиях северной тайги (Костомукшский заповедник). Так, отношение ширины альгального слоя к ширине таллома составляет 1:2, тогда как в условиях среднетаежной подзоны это отношение составляет 1:3,5, такое же отношение сохраняется и для талломов *U. deusta*. У вида *U. deusta* из разных мест исследования ширина всех анатомических слоев значительно варьирует, коэффициент вариации составляет от 25 до 60 % (табл. 1).

Таблица 1. Анатомическое строение талломов исследованных лишайников

Вид	№ обр.	Место сбора	ВКС, мкм (Me)	АС, мкм (Me)	СС, мкм (Me)	НКС, мкм (Me)	ШТ, мкм (Me)
<i>U. hyperborea</i>	1	Пос. Кварцитный	25,0	47,5	81,3	35,0	193,8
	2		22,5	67,5	73,8	42,5	198,8
	CV, %		42,0	31,1	31,4	28,3	18,3
	1	Ботанический сад	17,5	60,0	87,5	17,5	181,3
	CV, %		23,2	15,8	11,3	19,8	12,4
	2	Костомукшский заповедник	13,8	52,5	96,3	17,5	182,5
	5		12,5	63,8	121,3	15,0	213,8
	8		7,5	50,0	73,8	22,5	155,0
	CV, %		40,5	20,9	27,3	25,2	18,3
<i>U. deusta</i>	3	Пос. Кварцитный	30,0	62,5	87,5	47,5	225,0
	4		12,5	42,5	35,0	12,5	103,8
	CV, %		45,8	23,4	43,7	60,4	38,9
	2	Ботанический сад	17,5	35,0	33,8	17,5	103,8
	4		15,0	42,5	77,5	28,8	162,5
	5		7,5	45,0	50,0	17,5	120,0
	CV, %		27,6	19,4	39,7	38,2	24,1

Обозначения: ВКС – ширина верхнего корового слоя, АС – ширина альгального слоя, СС – ширина сердцевинного слоя, НКС – ширина нижнего корового слоя, ШТ – ширина таллома, мкм – микрометры; CV – коэффициент вариации, Me – медиана.

Дисперсионный анализ попарного сравнения слоев в талломах у вида *U. hyperborea* из разных мест сбора показал значимые различия по ширине слоев, образованных грибным симбионтом и слабые различия по ширине альгального слоя (табл. 2).

Таблица 2. Результаты дисперсионного анализа сравнения анатомических слоев вида *U. hyperborea* из разных местообитаний (уровни значимости *** – $p < 0,001$, ** – $p < 0,01$, * – $p < 0,05$)

Анализ	ВКС	АС	СС	НКС	ШТ
Кварцитный – Ботанический сад	0,00***	0,7	0,00***	0,00***	0,008*
Ботанический сад – Костомукшский заповедник	0,00***	0,01*	0,02*	0,9	0,6
Костомукшский заповедник – Кварцитный	0,00***	0,1	0,00***	0,00***	0,003**

Анализ содержания фотосинтетических пигментов, рассчитанных на единицу сухого веса таллома, показал высокий уровень варьирования количества хлорофиллов, каротиноидов в образцах обоих видов в лесных скальных экосистемах разных природных зон (табл. 3). Обращает внимание, что для вида *U. hyperborea* в условиях Ботанического сада (полностью открытое местообитание – урочище Чертов Стул) содержание пигментов (и хлорофиллов, и каротиноидов) изменяется незначительно ($CV \leq 13,4$ %). Расчетные показатели для обоих видов изменяются в широком диапазоне ($CV \geq 32$ %) (Табл. 3), что говорит о влиянии микроклиматических условий (а для фотобионта это условия, создаваемые микобионтом в талломе лишайника) на свойства светособирающего комплекса. Для вида *U. deusta* все показатели фотосинтетического аппарата изменяются в широком диапазоне (CV от 22 до 51 %).

Таблица 3. Содержание фотосинтетических пигментов в образцах талломов лишайников

Место сбора	Вид	Хл. <i>a</i> , мг/г сух. массы (Me)	Хл. <i>b</i> , мг/г сух. массы (Me)	Хл. <i>a+b</i> , мг/г сух. массы (Me)	<i>car</i> , мг/г сух. массы (Me)	Хл. <i>a</i> / Хл. <i>b</i>	Хл./ <i>car</i>	ССК, % (Me)
Кварцитный	<i>U. deusta</i>	0,30	0,10	0,37	0,11	2,42	4,35	64,36
Кварцитный	<i>U. deusta</i>	0,28	0,14	0,40	0,11	2,22	4,34	68,31
	CV, %	20,5	40,1	24,1	30,7	41,5	41,4	23,7
Бот. сад	<i>U. deusta</i>	0,49	0,16	0,65	0,13	3,08	4,87	53,87
Бот. сад	<i>U. deusta</i>	0,37	0,07	0,45	0,16	5,11	2,72	36,08
Бот. сад	<i>U. deusta</i>	0,25	0,09	0,38	0,04	3,17	5,57	52,81
	CV, %	36,3	46,7	37,3	51,0	29,9	41,2	22,0
Кварцитный	<i>U. hyp</i>	0,21	0,09	0,29	0,08	2,20	3,89	68,79
Кварцитный	<i>U. hyp</i>	0,28	0,13	0,42	0,07	2,28	5,69	67,06
	CV, %	35,9	37,4	27,2	30,1	38,2	33,7	37,8
Бот. сад	<i>U. hyp</i>	0,17	0,07	0,24	0,07	2,60	3,61	61,07
	CV, %	2,5	13,4	5,6	3,3	10,6	8,9	7,8
КЗ	<i>U. hyp</i>	0,22	0,18	0,40	0,08	1,17	4,95	98,60
КЗ	<i>U. hyp</i>	0,16	0,06	0,22	0,07	2,80	2,91	57,91
КЗ	<i>U. hyp</i>	0,13	0,05	0,18	0,05	2,47	3,62	63,48
	CV, %	21,0	58,2	34,9	20,0	40,1	31,1	26,2

Обозначения: КЗ – Костомукшский заповедник, *U. hyp* – *Unbilicaria hyperborea*, Хл. – хлорофилл, *car* – каротиноиды, ССК – светособирающий комплекс, Me – медиана.

Учитывая большую долю участия водорослевого слоя в талломе лишайника вида *U. hyperborea* для северной тайги и анализируя данные по анатомии в целом, можно заключить, что толщина таллома умбиликарии с продвижением на север уменьшается с увеличением доли водорослевого бионта. Отмечаются перестройки фотосинтетического аппарата. Так, в условиях северной тайги зарегистрированы самые низкие значения отношения хлорофиллов ($Хл. a/Хл. b = 1$), то есть увеличивается содержание хлорофилла *b* и значение светособирающего комплекса (ССК) (табл. 3).

В результате исследований лишайников рода *Umbilicaria* из лесных скальных сообществ по климатическому градиенту установлено, что в адаптации симбиотического организма принимают участие оба компонента и микобионт, и фотобионт. Ранее выполненные исследования в прибрежных экосистемах, где условия освещенности стабильны, показали, что вид *U. deusta* проявляет в адаптированности к условиям среды структурные изменения, касающиеся, главным образом, морфометрии грибного симбионта (Sonina et al., 2017) при стабильности показателей фотосинтетического аппарата. В лесных скальных сообществах, в условиях меняющейся освещенности, адаптация лишайников двух видов умбиликарий обеспечивается как варьированием анатомических

структур обоих компонентов, так и функционированием и структурной перестройкой фотосинтетического аппарата водорослевого симбионта. В симбиотрофном союзе, таким образом, проявляется вклад каждого организма в приспособляемость к условиям местообитания. При продвижении на север вид *U. hyperborea* обеспечивает лучшую адаптированность за счет увеличения доли фотосинтезирующего компонента, а также за счет увеличения содержания фотопигментов.

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта «Комплексная оценка восстановительного потенциала мохового и лишайникового покрова в ходе вторичных автогенных сукцессий в таежных экосистемах Северо-Запада России» (Госзадание Минобрнауки 5.8740.2017/БЧ).

Литература

Андросова В. И., Марковская Е. Ф., Семенова Е. В. Фотосинтетические пигменты лишайников рода *Cladonia* скальных лесных сообществ горы Оловгора (Архангельская область) // Успехи Современного Естествознания. 2015. № 2. С. 120–125.

Сапожников Д. И., Маслова Т. Г., Попова О. Ф. и др. Метод фиксации и хранения листьев для количественного определения пигментов пластид // Ботан. журн. 1978. Т. 63. № 11. С. 1586–1592.

Седельникова Н. В. Экологические особенности лишайнофлоры Ханты-Мансийского автономного округа – Югры / Н. В. Седельникова // Сиб. экол. журн. 2011. Т. 18, № 2. С. 203–21.

Сонина А. В., Степанова В. И., Тарасова В. Н. Лишайники: Учеб. пособие. Ч. I: Морфология, анатомия, систематика. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2006. 216 с.

Сонина А. В., Марковская Е. Ф. Видовое разнообразие прибрежных эпилитных лишайников и эколого-физиологические особенности отдельных видов в условиях острова Большого Соловецкого (Архангельская область) // Фундаментальные исследования. 2013. № 10 (ч. 6). С. 1275–1279.

Palmqvist K., Dahlman L., Valladares F., Tehler A., Sancho L. G., Mattsson J.-E. CO₂ exchange and thallus nitrogen across 75 contrasting lichen associations from different climate zones // Oecologia. 2002. Vol. 133. P. 295–306.

Purvis O. W., Coppins B. J., Hawksworth D. L., James P. W., Moore D. M. The Lichen flora of Great Britain and Ireland. London: Natural History Museum Publications in association with the British Lichen Society. 1992. P. 710.

Sonina A., Rumjantseva A., Tsunskaya A. and Androsova V. Adaptations of epilithic lichens to the microclimate conditions of the White Sea coast. Czech Polar Reports, 2017. 7 (2). P. 133–143.

Spridille T., Tuovinen V., Resl P., Vanderpool D., Wolinski H., Aime M., Schneider K., Stabenheimer E., Toome-Heller M., Thor G., Mayrhofer H., Johannesson H., McCutcheon J. Basidiomycete yeasts in the cortex of ascomycete macrolichens // Science. 2016. 353(6298). P. 488–492.

ЦЕНОТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЛЕСНОГО СООБЩЕСТВА

Стороженко В. Г.

Институт лесоведения РАН, lesoved@mail.ru

С начала развития биосферы все законы взаимного сосуществования видов и сообществ видов вырабатывались и закреплялись в природе в течение миллионов лет. Лесная фундаментальная наука призвана изучать эти законы, понять и объяснить, выработанную эволюцией, структурную и функциональную организацию сообществ. Это стремление лежало в основе исследований наших великих предков – Г. Ф. Морозова, В. Н. Сукачева и их многочисленных последователей, к которым принадлежим и мы все. Можно говорить о том, что на учениях этих двух гигантов и зиждется вся отечественная лесная наука. Они пытались понять законы коэволюции организмов в лесных сообществах, и на знании этих законов выработать понятные для практического лесоводства приемы ведения хозяйства в лесах. Всем известны основополагающие труды Г. Ф. Морозова, – Учение о лесе (1924), Учение о типах насаждений (1930), В. Н. Сукачева – Основы лесной биогеоценологии и Динамика лесных биогеоценозов (1964). На своих исторических этапах они были гениально прозорливыми в том, что шли, как показывает история, верными направлениями, указывая путь последующим за ними исследователям.

Одним из важнейших научных направлений, в развитии учения В. Н. Сукачева о строении лесного биогеоценоза, в котором, по нашему убеждению, необходимо движение в его развитии, мы видим в дальнейшей детализации ценотической структуры лесного биоценоза. При этом может возникнуть сомнения о целесообразности вообще детализировать структуру биогеоценоза, созданную

В. Н. Сукачевым. Мы полагаем, что если детализация возможна, то она оправдана по крайней мере с двух позиций. Во-первых, с позиции структурного усовершенствования сообщества, во-вторых, с позиций более полного раскрытия функционального значения каждой структурной организации в жизни лесного сообщества.

Любая структура, претендующая на ценотический статус должна отвечать следующим условиям: иметь морфологическое, экологическое и функциональное строение. Именно по этим критериям построена структура лесного биогеоценоза В. Н. Сукачева, в котором биоценоз, а в нашем случае лесное сообщество, включает три ценоза – фитоценоз, зооценоз и микробоценоз. По его мнению, основанному на имеющихся на тот период научных сведениях, только эти три структуры леса могут иметь статус ценотических структур.

Мы полагаем, что с современных научных позиций, когда грибы в 70-х годах прошлого века группой ученых оформлены в отдельное царство (Тахтаджян, 1973; Margulis, Schwartz, 1982) (по Гарибова, Лекомцева, 2005) можно попытаться доказать возможность выделения их в структуру ценотического уровня. На примере сообществ грибов разной пищевой специализации и таксономических групп, обитающих в лесных сообществах, доказано наличие у грибной биоты этих трех структур (Стороженко и др., 1992, Стороженко, 2011, 2014 и др.) и правомерность выделения грибной биоты в структуру ценотического уровня – микоценоз.

Микоценоз – это грибное сообщество, существующее в пределах одного или биотопа, или биогеоценоза, или в более широком понимании в пределах фитоценоза, или лесорастительной зоны, или лесной территории.

Принимая такую трактовку микоценоза, правомерно выделение в отдельное научное направление и микоценологии (Стороженко, 2013). В нашей трактовке лесная микоценология – это раздел лесной биогеоценологии, изучающий и объясняющий структуру и строение грибной биоты лесных сообществ, закономерности поведения видов и комплексов грибов в динамике формирования и деструкции лесных биогеоценозов.

Анализируя структуру биогеоценоза В. Н. Сукачева можно заметить некоторый разрыв, неопределенность, «белое пятно» между определениями фитоценоза и экотопа. Если фитоценоз – это продуценты, живые растения, накапливающие биомассу, а эдафотоп – это мертвая структура биогеоценоза, включающая почву, подстилку и гумус, то место отмершей, но не вошедшей в эдафотоп структуры текущего древесного опада, валежа и не разложившихся древесных остатков, включая мелкие фракции, и определяемые как «мортмасса», не определено. В то же время мортмасса обладает всеми чертами ценотической структуры, имея и морфологическое, и экологическое, и функциональное строение (Стороженко, 2011). Принимая эти соображения во внимание, мы предлагаем выделить в системе лесного биогеоценоза отдельную структуру – мортценоз.

Одновременно с добавлением в строение биогеоценоза микоценоза и мортценоза мы полагаем обязательным оставить микробоценоз, определенный В. Н. Сукачевым в отдельную структуру еще в 1947 году, включающий бактерии вирусы, амёбы, инфузории, актиномицеты. Значительно позже эта группа живых организмов выделена в отдельный домен (надцарство) *Bacteria*

Карлом Везе (1990) наряду с доменами археи (*Archaea*) и эукариоты (*Eukaryota*), в который входит и царство грибов. В нашем представлении на современном этапе разработки структурного строения биогеоценоза лесной биогеоценоз складывается из трех крупных структур – экотопа, биоценоза и мортценоза. Экотоп включает в себя климатоп и эдафотоп; биоценоз складывается из фитоценоза, зооценоза, микоценоза и микробоценоза. Мортценоз представляет собой отдельную структурную составляющую биогеоценоза наравне с экотопом и биоценозом (рис. 1).

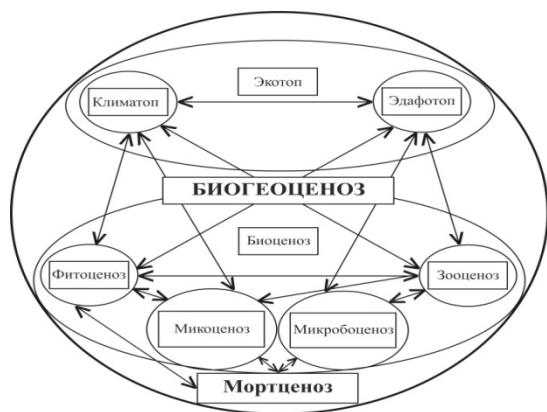


Рис. 1. Дополненная схема строения лесного биогеоценоза В. Н. Сукачева (Стороженко, 2007, 2011, 2013)

Таким образом, на данный период времени, предлагаемая структура биогеоценоза является наиболее полной, что, однако, не исключает в дальнейшем еще более дробное ее деление.

Если состав биоценоза в общем известен (с нашими изменениями), то состав мортценоза необходимо обозначить. Понятно, что структура «мортценоз» включает состав организмов, отвечающих термину «мортмасса». В последнем издании «Словаря экологических терминов и определений» (2010) мортмасса [от лат. *mors* (*mortis*) — смерть и масса] — это «мертвый покров, мертвая часть органические вещества биогеоценоза, произведенная биоценозом (отмершее вещество, выраженное в единицах массы и отнесенное к единице площади или объема). В биоценозах мортмасса находится в виде *отпада* (сухостой, омертвевшие органы и др.), *опада* (упавшие на поверхность почвы части растительности, трупы животных), *торфа*, *подстилки* и *детрита*. Вместе с *биомассой* и *гумусом* составляет органическое вещество биоценоза». Содержание понятия *детрит* (по тому же словарю) включает в себя взвешенные в воде органические частицы. В современной интерпретации (особенно в иностранной литературе) к детриту относят весь древесный отпад, начиная с уже усохших деревьев текущего древесного отпада. Деревья категорий состояния *усыхающие*, которые уже не могут перейти в более высокие категории, в иностранную трактовку детрита не входят, но входят в состав группы деревьев, составляющих *текущий древесный отпад* (усыхающие, свежий и старый сухостой) как часть мортмассы лесного мортценоза. Таким образом, состав понятия *древесный отпад*, в который входит и *текущий древесный отпад*, несколько шире, чем понятие *детрит*.

Вся представленная выше казуистика в определениях живой и мертвой материи лесного биогеоценоза приводит к некоторым разногласиям в определении объемов биомассы и продуктов ксилолиза при разложении ее грибами.

Мы представляем наше понимание этой проблемы. Задаваясь целью определения депонированных в фитоценозе и в древесном отпаде объемов CO_2 , H_2O и Q (энергии), содержащихся в стенках клеток древесины, мы переводим запасы сырораствующей древесины в фитомассу при помощи конверсионных коэффициентов (Замолотчиков и др., 2003). Синтезированные из солнечной энергии и почвенных элементов клетки растений содержат весь объем окиси углерода, воды и энергии. Причем, этот объем сохраняется в клетках до тех пор, пока они не начнут разлагаться грибами. Весь этот объем мы относим к биомассе, даже если по структурному устройству биогеоценоза он входит в состав мортценоза.

Как мы видим на лицо некоторый перехлест в понятиях терминов фитомасса и мортмасса. По мере деструкции древесины объем клеток, содержащих полный объем депонированных в них элементов, стремительно уменьшается до полного разложения древесины в массу стволов древесного отпада. Но если представить, что весь объем мортмассы, зафиксирован в данный начальный период наблюдений, когда процессы разложения и выделения продуктов ксилолиза отмершей древесины еще не начались, то расчет их величин должен производиться так же, как производится расчет при конверсии величин фитомассы древостоя. Эта величина будет являться базовой, начальной при расчетах стока продуктов ксилолиза в процессе разложения древесного отпада. Таким образом, когда мы определяем объем древесного отпада как мортмассу, то имеем в виду его ценотическую принадлежность в составе лесного биогеоценоза, но когда определяем этот же объем до начала его разложения грибами как биомассу, то имеем в виду его биологическую принадлежность как объекта, содержащего те же элементы древесины, что и живое дерево. По мере разложения клеток объема древесины и выделения продуктов ксилолиза фитомасса по биологической сущности переходит в мортмассу. Таким образом, при определении объемов продуктов ксилолиза конкретной массы древесного отпада необходимо иметь только его начальный объем. При этом процесс перехода полного объема фитомассы в полный объем мортмассы будет занимать длительный период, измеряемый иногда десятками лет и зависящий от породы древесного отпада, его диаметра, климатических характеристик местности, положения древесного отпада относительно земли, видов дереворазрушающих грибов, его разлагающих (Стороженко, 1990, 2007, 2011; Шорохова, Щорохов, 1999 и др.). Сам процесс деструкции древесины и выделения продуктов ксилолиза подробно описан В. А. Соловьевым. Им же предложены формулы для подсчета объемов CO_2 , H_2O и Q (энергии), выделяющихся в процессе разложения древесины (Соловьев, 1992).

Мы понимаем, что представленные соображения могут вызвать непонимание или даже неприятие, но выдвигая их как дискуссионный материал, не сомневаемся в своей правоте.

В качестве иллюстрации возможности дальнейшего совершенствования структуры лесного биогеоценоза приводим исследования американского биолога Карла Рихарда Везе, разработавшего свою филогению живых организмов на основе их разделений и отличий по структуре генов хромосом (рис. 2). Если принимать его систему организмов в структуре биогеоценоза, то вместо микробиоценоза можно выделять бактериоценоз, археоценоз, эукариоценоз и далее по царствам, слагающим эти домены.

Но это совсем другая история.

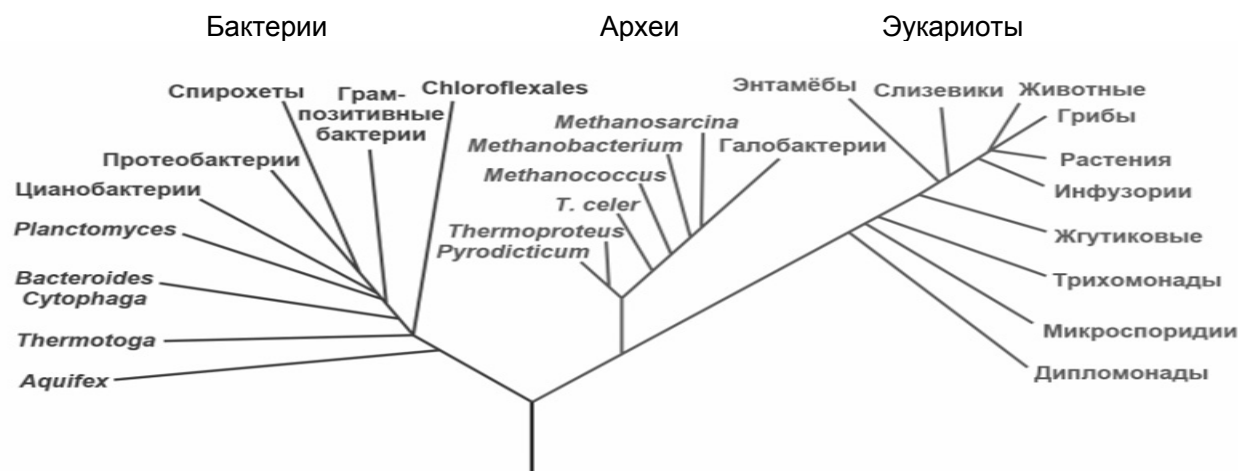


Рис. 2. Филогения живых организмов

Литература

- Замолодчиков Д. Г., Уткин, А. И., Честных О. В. Коэффициенты конверсии запасов насаждений в фитомассу основных лесообразующих пород России // Лесная таксация и лесоустройство. Красноярск. 2003. В. 1 (32). С. 119–127.
- Морозов Г. Ф. Избранные труды. М.: Лесная пром-сть. 1970. Т. 1. 559 с.
- Соловьев В. А. Микогенный ксилолиз, его экологическое и технологическое значение // Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука. 1992. С. 140–171.
- Стороженко В. Г. Древесный отпад в коренных лесах Русской равнины. М.: Тов-во научн. изд. КМК. 2011. 122 с.
- Стороженко В. Г. Устойчивые лесные сообщества. М.: Гриф и К. 2007. 190 с.
- Стороженко В. Г. Микоценоз и микоценология. М.: Гриф и К. 2013. 191.
- Стороженко В. Г., Бондарцева М. А., Соловьев В. А., Крутов В. И. Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука. 1992. 221 с.
- Сукачев В. Н. Избранные труды. Л.: Наука. 1972. Т. 1. 343 с.
- Сукачев В. Н. Избранные труды. Л.: Наука. 1973. Т. 2. 418 с.
- Тахтаджян А. Л. Четыре царства органического мира // М. Природа. 1973. № 2. С. 22–32.
- Шорохова Е. В., Шорохов А. А. Характеристика классов разложения древесного детрита ели, березы и осины в ельниках подзоны средней тайги // СПб., Труды СПб НИИЛХ. Вып. 1. С. 17–23.
- Margulis L., Schwartz K. Five Kingdoms. San Francisco. 1978. 400 p.
- Woese C. R. Bacterial evolution // Microbiol Rev. 1987. Vol. 51, no. 2. P. 221–271.
- Woese C. R., Kandler O., Wheelis M. L. Towards a Natural System of Organisms: Proposal for the Domains Archaea, Bacteria, and Eucarya // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1990. T. 87. C. 4576–4579.

ОЦЕНКА БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭФФЕКТИВНОСТИ ФУНГИЦИДОВ ПО ОТНОШЕНИЮ К ФИТОФТОРОЗАМ ДРЕВЕСНЫХ И КУСТАРНИКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Сурина Т. А., Копина М. Б.

Всероссийский центр карантина растений, t.a.surina@yandex.ru

Оомицеты рода *Phytophthora* поражают целый ряд древесных и кустарниковых растений, обладают высокой вредоносностью, пластичностью и хорошо приспосабливаются к новым климатическим условиям. В связи с этим особо опасные виды были включены в Список Европейской и Средиземноморской организации по карантину и защите растений (ЕОКЗР), сигнальную систему NAPPO, а также в Единый перечень карантинных объектов Евразийского экономического союза. В Единый перечень входят *P. kernoviae* Brasier, Beales & S.A. Kirk, *P. ramorum* Werres, De Cock & Man in 't Veld и *P. alni* (Brasier & S. A. Kirk) Husson, Ioos & Marçais. На данный момент описано более 100 видов рода *Phytophthora* и около 40 из них способны повреждать древесные и кустарниковые растения и приносить значительный экономический ущерб.

Фунгициды против грибов не всегда эффективны против оомицетов рода *Phytophthora*. С другой стороны, разные виды *Phytophthora* имеют разную восприимчивость к фунгицидам, используемым против других оомицетов. У зарегистрированных в России препаратов, как правило, изучали эффективность по отношению к *P. infestans* (Montagne) de Bary – возбудителю опасного заболевания картофеля и томата.

Изучение действия фунгицидов на *P. ramorum* на сегодняшний день в России не проводилось. Однако в других странах такие работы велись и есть данные по некоторым группам соединений и их действию на патоген. Так по данным Гарбелотто, вид *P. ramorum* чувствителен к гидроксиду меди, металаксилу, фосфатам и фосфитам (Garbelotto et al., 2002). На *Quercus* spp. и *L. densiflorus*, фосфитные инъекции значительно снижали степень поражения. Тем не менее, Канаски и др. (2006) обнаружили различия в способах применения фунгицидов и их влияния на степень поражения болезнью на *L. densiflorus*.

В России в списке разрешенных к применению агрохимикатов и пестицидов нет фунгицидов против фитопфторозов древесных и кустарниковых растений. Поэтому нашей целью было определить эффективность препаратов по отношению к *P. ramorum*. Опыт проводили на листьях рододендрона. Согласно зарубежным данным, исследования с растительным материалом имеют очевидные преимущества. Известно, что некоторые соединения являются более эффективными на растениях и некоторые химические вещества не работают в тестах с введением фунгицида в питательную смесь. Кроме того, в случае с фосетил-алюминием, фосфатами и фосфонатами, которые являются стимуляторами растений, активный ингредиент фосфорная кислота освобождается только в растениях (Garbelotto et al., 2002).

Для определения биологической эффективности на листьях рододендрона их помещали во влажную камеру и опрыскивали фунгицидами в двух концентрациях, затем проводили искусственное заражение суспензией *Phytophthora ramorum*, методом укола в центральную жилку листа (рис. 1).

Основываясь на опыте зарубежных коллег и разрешенных к применению в России фунгицидов, мы выбрали следующие препараты для оценки их действия на *P. ramorum* (табл. 1).

Таблица 1. Препараты, использованные в опыте

№ п/п	Название препарата	Концентрация препаратов, %
1	Бордоская смесь	2; 1
2	Превикур	0,4; 0,2
3	Топаз	0,1; 0,05
4	Скор	0,04; 0,02
5	Браво	1; 0,5
6	Ридомил Голд	1; 0,5
7	Фарма Йод	1; 0,5
8	Танос	0,3; 0,15

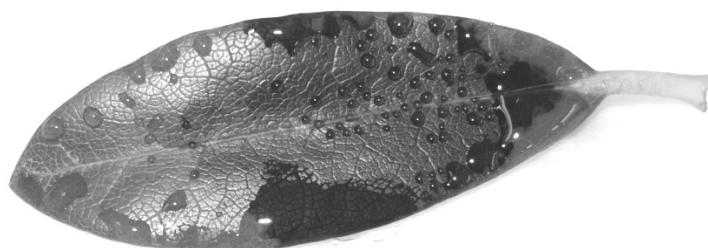


Рис. 1. Контроль (без обработки фунгицидом) на 12-е сутки

Концентрацию каждого препарата оценивали в 3-х кратной повторности. Степень развития некрозов отмечали на 5, 7, 9 и 12 сутки, оценивая их по 5-ти бальной шкале (Методы мониторинга вредителей и болезней леса, Том III, Справочник, М., 2004). Статистическую оценку результатов проводили по методу Дункан. Данные по степени развития некрозов приведены в табл. 2.

Таблица 2. Развитие некрозов на 5-е, 7-е, 9-е и 12-е сутки в баллах

Препарат, концентрация		Размер некроза (баллы) \pm стандартное отклонение			
		5 сутки	7 сутки	9 сутки	12 сутки
Контроль		1,0 \pm 0,6	1,3 \pm 0,3	1,7 \pm 0,3	2,7 \pm 0,3
Танос	0,15 %	0,0 \pm 0*	0,3 \pm 0,3*	0,3 \pm 0,3	0,3 \pm 0,3
	0,3 %	0,0 \pm 0*	0,0 \pm 0*	0,0 \pm 0*	0,0 \pm 0
Скор	0,02 %	1,0 \pm 0,6*	1,0 \pm 0,6*	1,0 \pm 0,6*	1,3 \pm 0,9
	0,04 %	0,7 \pm 0,3*	1,3 \pm 0,3*	1,3 \pm 0,3*	2,0 \pm 0,6*
Бордоская смесь	1 %	0,0 \pm 0*	0,3 \pm 0,3*	0,3 \pm 0,3*	0,7 \pm 0,3
	2 %	0,3 \pm 0,3*	0,7 \pm 0,3*	0,7 \pm 0,3*	1,3 \pm 0,7
Фарма Йод	0,5 %	0,3 \pm 0,3*	1,3 \pm 0,3*	1,7 \pm 0,3*	2,7 \pm 0,3*
	1 %	1,0 \pm 0*	1,3 \pm 0,3*	1,7 \pm 0,3*	2,7 \pm 0,3*
Превикур	0,2 %	0,3 \pm 0,3*	0,3 \pm 0,3*	0,3 \pm 0,3*	0,7 \pm 0,7
	0,4 %	0,3 \pm 0,3*	0,3 \pm 0,3*	0,3 \pm 0,3*	0,7 \pm 0,7
Ридомил Голд	0,5 %	0,0 \pm 0*	0,0 \pm 0*	0,0 \pm 0	0,0 \pm 0
	1 %	0,0 \pm 0*	0,0 \pm 0*	0,0 \pm 0	0,0 \pm 0
Браво	0,5 %	0,3 \pm 0,3*	0,3 \pm 0,3*	0,3 \pm 0,3*	0,7 \pm 0,7
	1 %	0,3 \pm 0,2*	0,3 \pm 0,3*	0,7 \pm 0,7*	0,7 \pm 0,7
Топаз	0,05 %	0,7 \pm 0,3*	0,7 \pm 0,3*	1,3 \pm 0,7*	1,7 \pm 0,9*
	0,1 %	1,0 \pm 0*	1,0 \pm 0*	1,7 \pm 0,3*	2,7 \pm 0,3*

* – ошибка более 0,05.

Из таблицы видно, что варианты с препаратами на 5-е и 7-е сутки не имеют различий по сравнению с контролем, так как величина ошибки средних значений больше 0,05. На 9-е сутки средний балл некроза отличается от контроля только в вариантах с Таносом в первой концентрации и с Ридомил Голд в обеих концентрациях. На 12-е сутки различий с контролем показали больше препаратов, только Топаз, Фарма йод и Скор во второй концентрации не имеют различий средних баллов некрозов по сравнению с контролем. Возможно, это связано с тем, что бальная система оценки развития некрозов имеет маленькую вариабельность между показателями. Различие между 0 и 1 невелико для статистической оценки. Кроме того, было взято всего 3 повторности, что также сказалось на статистике результатов. Учитывая это, эффективность препаратов будем оценивать на 12-е сутки, где различия между вариантами и контролем максимальны.

По данным таблицы 2 можно сделать вывод, что наилучшими свойствами, подавляющими развитие патогена, обладает фунгицид Ридомил Голд, о чем свидетельствует отсутствие некрозов на листьях (рис. 3). Эти данные подтверждают результаты, полученные иностранными исследователями. Действующие вещества фунгицида снижали развитие болезни на побегах хвойных (*Abies* sp.) и подавляли развитие болезни на листьях рододендрона и калины (Chastagner et al., 2007; Turner et al., 2006). Танос также подавлял развитие *P. ramorum*, но только в концентрации 0,3 %. Браво и Превикур оказывали ингибирующее действие на патогена, но не подавляли полностью его развитие, причем различий между концентрациями нет. Бордоская смесь также снижала развитие некрозов, но ниже чем предыдущие препараты. Фунгициды Скор, Топаз и Фарма Йод не оказывали подавляющего эффекта (рис. 2).

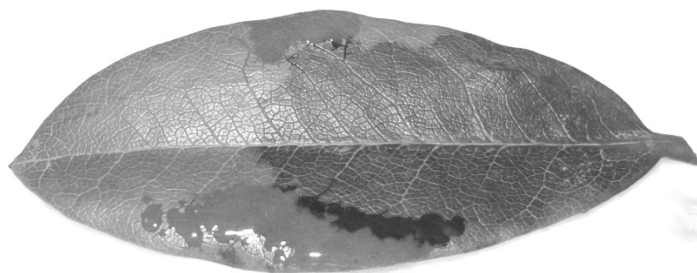


Рис. 2. С обработкой препаратом Фарма Йод 1 % на 12-е сутки



Рис. 3. С обработкой препаратом Ридомил Голд 1 % на 12-е сутки

После того как некрозам были присвоены соответствующие баллы вычисляли развитие болезни по формуле: $R = \sum(a \times b) \times 100 / N \times K$. Затем вычисляли биологическую эффективность препаратов по формуле: $B = (R_k - R_o) \times 100 \%$.

Данные по эффективности препаратов представлены в табл. 3.

Таблица 3. Биологическая эффективность препаратов

Препарат	БЭ на 5 сутки	БЭ на 7 сутки	БЭ на 9 сутки	БЭ на 12 сутки	Средняя БЭ
Танос 0,3 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %
Танос 0,15 %	100 %	75,1 %	81,1 %	87,6 %	86 %
Скор 0,02 %	0 %	24,9 %	40 %	50 %	28,7 %
Скор 0,04 %	33,2 %	0 %	20 %	25 %	19,6 %
Бордоская смесь 1 %	100 %	76,3 %	80 %	75 %	82,8 %
Бордоская смесь 2 %	66,8 %	49,8 %	60 %	50 %	56,7 %
Фарма йод 0,5 %	66,8 %	0 %	0 %	0 %	16,7 %
Фарма йод 1 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %
Превикур 0.2 %	66,8 %	76,3 %	80 %	75 %	74,5 %
Превикур 0.4 %	66,8 %	76,3 %	80 %	75 %	74,5 %
Ридомил Голд 0,5 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %
Ридомил Голд 1 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %
Браво 0,5 %	66,8 %	76,3 %	80 %	75 %	74,5 %
Браво 1 %	66,8 %	76,3 %	60 %	75 %	69,5 %
Топаз 0,05 %	33,2 %	49,8 %	20 %	37,5 %	35,1 %
Топаз 0,1 %	0 %	24,9 %	0 %	0 %	6,2 %

Препараты Ридомил Голд и Танос в концентрации 0,3 % показали 100 % биологическую эффективность. Эффективность Бордоской смеси в опыте составила 82,8 %. Препарат Превикур также оказал подавляющее действие на развитие патогена, его биологическая эффективность составила 74,5 %.

Обобщая полученные данные, можно сделать вывод, что наиболее эффективным препаратом, подавляющим развитие *P. ramorum* является Ридомил Голд. Он показал 100 % эффективность. Этот фунгицид обладает контактным и системным действием и его можно рекомендовать к испытаниям на целых растениях. Танос защитный и лечащий фунгицид контактного и системного действия полностью подавлял развитие патогена в концентрации 0,3 %. Фунгицид Бордоская смесь и Браво не оказали сильного влияния, так как имеют контактное действие, то есть не проникают

внутри растения, а остаются на поверхности листа и оказывая защитное действие, подавляя прорастание спор. Их можно рекомендовать к использованию только для предотвращения заболевания, но не в качестве искореняющих препаратов. Превикур показал неплохой защитный эффект. Данный препарат является фунгицидом системного действия. Он проникает внутрь растения и частично сорбируется листьями. Фарма Йод, Скор и Топаз не оказывали подавляющего действия на *P. ramorum*.

Литература

- Методы мониторинга вредителей и болезней леса. Т. III, Справочник. М., 2004.
- Chastagner G., DeBauw A., Riley K., Dart N. Effectiveness of fungicides in protecting conifers and Rhododendrons from foliar infection by *Phytophthora ramorum* // Sudden Oak Death Science Symposium III, Santa Rosa, California, 5–9 March 2007.
- Garbelotto M., Rizzo D. M., Marais L. *Phytophthora ramorum* and Sudden Oak death in California: IV. Preliminary studies on chemical control // Proceedings of the fifth symposium on oak woodlands: oaks in Californias' changing landscape. San Diego, CA. October 22–25, 2001, Albany, CA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station. 2002. P. 811–817.
- Kanaskie A., McWilliams M., Sprengel K., Overhulser D. Swiss Needle Cast Aerial Surveys, 1996 to 2006 // Swiss Needle Cast Cooperative Annual Report. College of Forestry, Oregon State University. 2006. P. 9–11.
- Turner J. A., Jennings P., McDonough S., Humphries G., McPherson M. Chemical control of *Phytophthora ramorum* causing foliar disease in outdoor hardy nursery stock // Final Project Report HNS 123A. 2006b. 35 p.

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПАРАМЕТРЫ ТАЛЛОМОВ ЛИШАЙНИКА *HYPOGYMNIA PHYSODES* (L.) NYL. РАЗНЫХ ВОЗРАСТНЫХ СОСТОЯНИЙ

Суроева Л. Е., Андросова В. И.

Петрозаводский государственный университет,
moonlight.lady@list.ru, vera.androsova28@gmail.com

Лишайник *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. – листоватый эпифитный вид семейства *Parmeliaceae* – космополит и популярный объект лихенологических исследований различного направления, обусловленных, главным образом, его активным использованием в мониторинге атмосферного загрязнения. Известно, что на функциональный статус талломов лишайников влияет его возрастное состояние, степень формирование структур полового и вегетативного размножения. Так, например, отмечается, что наибольшая концентрация вторичных метаболитов наблюдается в структурах бесполого размножения – соредиях, в сравнении с концентрацией веществ в талломе (Hyyvarinen et al., 2000). Следовательно, для корректной оценки влияния степени антропогенной нагрузки на лишайники необходимо исследовать норму и пределы изменения физиологических параметров с учетом возрастных состояний талломов.

Стадия онтогенеза определяет и водоудерживающие способности талломов лишайников, которые являются важными для функционирования пойкилогидрических организмов. Отмечено также, что степень соредииности таллома может оказывать значительное влияние на водообмен и его физиологическую активность. Так, например, что при одинаковой интенсивности фотосинтеза слоевище без соредий характеризуется меньшим содержанием воды (Tretiach, Cagranelli, 1992). Известно также, что соредии являются гидрофобным компонентом талломов, благодаря чему некоторые виды лишайников более устойчивы к загрязнению (Hamlett et al., 2011).

Целью данной работы было изучение основных функциональных параметров талломов лишайника *H. physodes* разных возрастных состояний с разной степенью соредииности.

Исследования проведены в скальных лесных сообществах Ботанического сада ПетрГУ и ГПЗ «Костомукшский». На пробных площадях 25×25 м выполнены полные геоботанические описания и собраны образцы талломов *H. physodes*. Общий объем для двух выборок составил 152 таллома размером более 1 см. Каждый таллом на основании числа и степени развития сорелей (соредииности) был отнесен к одной из следующих групп, выделенных И. Н. Михайловой (1999): асоредиизные (as) с полным отсутствием сорелей; криптосоредиизные (cs) с сорелями на начальном этапе развития; гипосоредиизные (sl) с сорелями на трубчатых и 1–2 на шляпковидных и/или

губовидных лопастях; мезосоредиозные (s2), имеющие до 10 сорелей на шлемовидных и/или губовидных лопастях; и гиперсоредиозные (s3) – более 10 сорелей на шлемовидных и/или губовидных лопастях. Содержание пигментов в талломах лишайников определялось спектрофотометрически с помощью приготовления спиртовых вытяжек ("СФ-2000"). Среди параметров флуоресценции хлорофилла компактным портативным импульсным флуориметром WALTZ JUNIOR-PAM оценивалось соотношение F_v/F_m . Показатели водного режима талломов – скорость поглощения воды и скорость водопотери измеряли гравиметрическим методом при относительной влажности 70–80 %, с помощью электронных весов «ОНАУС Discovery» с точностью до 0.00001 г. Были рассчитаны водоудерживающая способность слоевищ (*water holding capacity*, WHC, мг H₂O · см⁻²) и отношение массы таллома к его площади (*specific thallus mass*, STM, мг сух. веса · см⁻²). Анализ полученных данных осуществлялся с использованием однофакторного дисперсионного и регрессионного анализа.

В ходе работы, выявлены отличия в значениях функциональных показателей талломов *H. physodes* исследуемых возрастных состояний с разной степенью развития соредий, которые представлены в табл.

Средние значения изученных физиологических параметров талломов лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. разных возрастных состояний

Параметры	Возрастные состояния таллома				
	as	cs	s1	s2	s3
Chl (a+b), мг/г сух. массы	–	0,14±0,03	0,19±0,11	0,22±0,04	0,22±0,08
Car, мг/г сух. массы	–	0,05±0,01	0,06±0,03	0,07±0,01	0,07±0,02
F_v/F_m	0,20±0,01	0,25±0,10	0,29±0,11	0,35±0,11	0,29±0,11
V _{ср} водопогл., мг/(см ² · мин)	0,05±0,01	0,04±0,02	0,09±0,03	0,09±0,03	0,09±0,04
V _{ср} водопотери, мг/(см ² · мин)	0,41±0,19	0,38±0,30	0,38±0,09	0,49±0,12	0,38±0,06
WHC, мг H ₂ O · см ⁻²	31,8±10,2	44,9±27,8	50,2±29,2	50,2±22,0	63,2±21,7
STM, мг сух. веса · см ⁻²	9,3±3,0	11,1±2,5	15,1±6,2	20,3±6,2	23,5±7,6

Примечания: Chl (a+b) – общее содержание хлорофиллов a и b; Car – каротиноиды.

Согласно полученным данным, значения общего содержания хлорофиллов и каротиноидов ниже у молодых талломов (cs, s1) в сравнении с мезо- и гиперсоредиозными талломами. Анализ значений соотношения F_v/F_m , отражающего потенциальную квантовую эффективность фотосистемы II и использующегося как индикатор фотохимической активности фотосинтетического аппарата, выявил различия этого показателя у талломов разных возрастных состояний: самые низкие значения зарегистрированы у молодых талломов с отсутствием или слабым развитием соредий.

В ходе оценки скорости водопоглощения на единицу площади зарегистрированы более высокие значения у зрелых талломов с большей степенью соредиозности (s1, s2, s3) по сравнению с молодыми (as, cs). Однако, количество поглощаемой воды талломами всех исследованных групп не отличалось и составляло в среднем 127 % от сухого веса.

Для того чтобы оценить влияние именно степени соредиозности на водопоглощение, в пределах талломов одного возрастного состояния (s2 и s3) был выявлен процент соредиозной площади таллома и проанализированы его связи с параметрами водного режима. Согласно полученным данным, для талломов с большим покрытием соредии (%) регистрировалась большая скорость водопоглощения, тогда как скорость водопотери не отличалась от талломов с меньшим покрытием соредии. Различия в скорости водопотери во всей изученной выборке талломов с разной степенью их соредиозности не выявлено, но делать выводы будет преждевременно без проведения дополнительных исследований с увеличением числа образцов.

Известно, что водоудерживающая способность талломов, характеризующаяся значениями параметра WHC, является функцией параметра STM, который отражает массу, приходящуюся на единицу площади таллома (MacDonald, Coxson, 2013). Согласно результатам регрессионного анализа, в пределах исследованной выборки была выявлена прямая связь данных показателей. Значения параметров STM и WHC увеличиваются от молодых к более зрелым талломам с высокой степенью соредиозности (табл.). Следовательно, для более зрелых талломов с большим покрытием соредий регистрировались более высокие скорости поглощения и более высокая водоудерживающая способность.

Таким образом, согласно полученным результатам функциональные параметры талломов *H. physodes* связаны с возрастным состоянием таллома и степенью его соредияности. Наблюдается увеличения значений изученных физиологических параметров (содержание фотопигментов, флуоресценция хлорофилла, параметры водного режима) от молодых менее к более зрелым с большей соредияностью талломам.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ в рамках проекта № 5.8740.2017/к (Базовая часть Госзадания).

Литература

Михайлова И. Н., Воробейчик Е. Л. Размерная и возрастная структура популяций эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. в условиях атмосферного загрязнения // Экология. 1999. № 2. С. 130–137.

Tretiach M., Carpanelli A. Chlorophyll content and morphology as factors influencing the photosynthetic rate of *Parmelia caperata* // Lichenologist. 1992. № 24 (1). P. 81–90.

MacDonald A., Coxson D. A comparison of *Lobaria pulmonaria* population structure between subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) and mountain alder (*Alnus incana*) host-tree species in British Columbia's inland temperate rainforest. Botany 91, 2013. P. 535–544.

Hamlett C. A. E., Shirtcliffe N. J., Pyatt F. B., Newton M. I., McHale G., Koch K. Passive water control at the surface of a superhydrophobic lichen // Planta. 2011. № 234 (6). P. 1267–1274.

КУЛЬТИВИРОВАНИЕ И ОЦЕНКА БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭФФЕКТИВНОСТИ СЪЕДОБНОГО ГРИБА АУРИКУЛЯРИИ ГУСТОВОЛОСИСТОЙ (*AURICULARIA POLYTRICHA* (MONT.) SACC.) В ЭКСПЕРИМЕНТЕ

Сушко С. Н.¹, Кадукова Е. М.¹, Гончаров С. В.¹, Трухоновец В. В.², Дубовик Л. Н.³

¹ Институт радиобиологии НАН Беларуси, svetsu50@mail.ru

² Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины, truchanavets@tut.by

³ Белгослес

Поиск и разработка новых лечебно-профилактических средств и перспективных биотехнологий с использованием биоресурсов остаются по-прежнему актуальными. Препараты на основе природного сырья имеют высокую биологическую активность и меньшую вероятность побочных эффектов по сравнению с лекарственными средствами, полученными путем химического синтеза. При этом специалисты руководствуются не только многолетней практикой народной медицины, но и ведут поиск перспективных источников биологически активных веществ. Лекарственные грибы являются не только ценными пищевыми белковыми продуктами, но и источниками для получения биологически активных субстанций и создания новых препаратов. Во многих странах мира высшие базидиомицеты используются для создания лечебно-профилактических и лекарственных средств широкого спектра действия: энтеросорбентов, антиоксидантов, иммуномодуляторов, стимуляторов костномозгового кроветворения (Биологические особенности..., 2011; Краснопольская и др., 2005). Использование атомной энергии неизбежно ведет к дополнительному облучению человека – как персонала, так и населения, проживающего на загрязненных территориях. Разработанные радиопротекторы, помимо ряда побочных эффектов, имеют ограниченный диапазон применения и не способны устранять последствия облучения в диапазоне малых (до 100 мГр) и средних (до 1 Гр) доз.

Перспективным источником веществ пищевого и лечебно-профилактического назначения является дереворазрушающий базидиальный гриб аурикулярия густоволосистая (*Auricularia polytricha* (Mont.) Sacc.). В Беларуси гриб не встречается, однако учитывая радиологическую обстановку в стране, введение *A. polytricha* в искусственную культуру позволит получить экологически чистую грибную продукцию, расширить ассортимент культивируемых грибов. Вопросами введения *A. polytricha* в условиях Беларуси, в основном, занимались в ГНУ «Институт леса НАН Беларуси». В исследованиях В. И. Фоминой и Н. А. Бисько показана возможность использования для выращивания гриба на субстратах, состоящих из разнообразных растительных отходов лесного и сельского хозяйства: опилках, соломе, костре льна и т.д. (Фомина, Бисько, 1994). И. В. Бордоком с соавторами отмечено, что на опилочных субстратах выход плодовых тел штамма 174 *A. polytricha* составляет до 33,0–35,1 % за две волны плодоношения (Бордок и др., 2017).

Целью настоящей работы является изучение особенностей плодоношения и биохимического состава аурикулярии густоволосистой на опилочных субстратах, а также экспериментальная оценка биологической эффективности гриба на различных моделях патологических состояний с целью обоснования интродукции *A. polytricha* в промышленную культуру Беларуси.

Материал и методы. В исследованиях использовали штаммы 174 и 175 *A. polytricha* из Коллекции штаммов грибов ГНУ «Институт леса НАН Беларуси». Для получения плодовых тел гриба применяли стерильные субстраты из опилок, смешанных с отрубями в весовом соотношении 4:1 соответственно. Инокулированные мицелием гриба субстраты инкубировали при 20–24 °С в течение 60 суток. На 61-е сутки организовывали условия для получения плодовых тел гриба. Определение химического состава плодовых тел *A. polytricha* проводили в аналитической лаборатории РУП «Белгослес» (г. Минск) на оптико-эмиссионном спектрометре (ICP-спектрометр «Vista AX ICP – AES», Varian) с аксиальным обзрением плазмы.

В работе использовали растворы *A. polytricha*, полученные путем водной экстракции из биомассы высушенных плодовых тел культивированных грибов (ВЭ). Дана оценка состояния системы крови, опухолеобразования в легких и выживаемости животных при облучении в дозе 7,0 Гр. Работы проводили в соответствии с методическими указаниями (Постановка исследований..., 1994; Руководство..., 2005), а также Европейской конвенцией о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в иных научных целях, Страсбург, 1986 г.

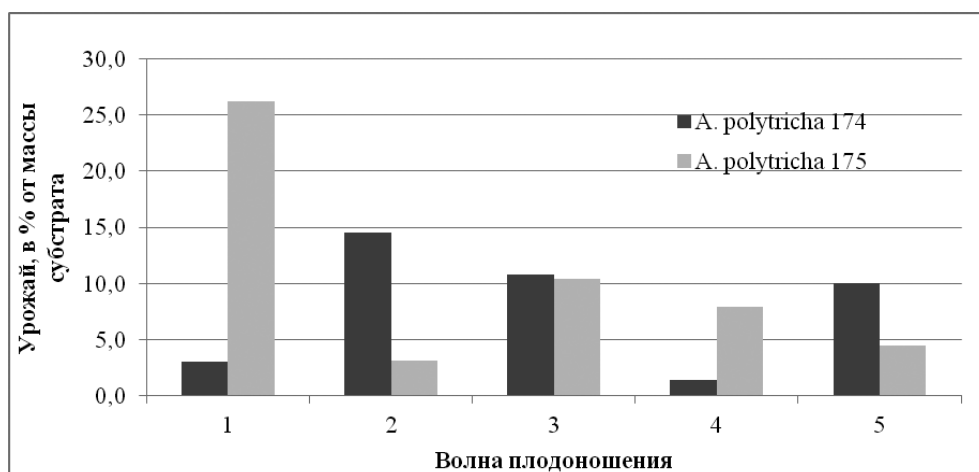
Оценка эффективности ВЭ выполнена на линейных мышцах Af. Животных содержали в условиях стационарного вивария Института радиобиологии НАН Беларуси на полноценном стандартном пищевом рационе. В ходе экспериментов мыши с питьем в течение 1-2 месяцев ежедневно получали ВЭ гриба. Однократное облучение проводили в дозах 0,35 Гр и 7,0 Гр на гамма-установке «ИГУР» (источник ¹³⁷Cs). В работе использована модель иммобилизационного стресса (5 дней ежедневно по 4 часа). Уретан вводили в дозе 1 мг/г массы мыши. Онкогенез в легких оценивали по числу аденом/мышь и количеству мышей с аденомами (%). Определение концентрации гемоглобина и метгемоглобина в крови осуществлялось по методу Evelyn-Malloo в модификации Кушаковского. Статистическую обработку данных проводили с помощью программных пакетов “Statistica 6.0”, “Sigma Plot 8.0”, Microsoft Excel.

Результаты и их обсуждение. Плодоношение изучаемых штаммов может происходить в широком диапазоне температур, но более активно оно происходило при температуре выше 20 °С. Отмечена возможность получения 5 волн плодоношения изучаемых штаммов *A. polytricha* на изучаемых опилочных субстратах. Общий урожай плодовых тел при этом составил от 39,9 % (штамм 174 *A. polytricha*) до 52,1 % (штамм 175 *A. polytricha*) от массы субстрата (рис.).

Как следует из рисунка, основной урожай плодовых тел гриба приходится на первые три волны плодоношения. В составе плодовых тел *A. polytricha* присутствуют все необходимые для человека макро- и микроэлементы. Содержание общего азота в плодовых телах аурикулярии густоволосистой составляет 1,421 % от сухой массы, грибы богаты калием (7185,62 мг/кг), фосфором (2252,53 мг/кг), серой (1052,29 мг/кг), магнием (1208,36 мг/кг), кальцием (519,14 мг/кг), в меньшей степени цинком (15,57 мг/кг), железом (53,28 мг/кг), натрием (192,1 мг/кг). В состав плодовых тел входит много важных микроэлементов: кремний (8,48 мг/кг), медь (3,39 мг/кг), марганец (3,42 мг/кг), бор (3,08 мг/кг), алюминий (14,49 мг/кг), барий (1,01 мг/кг). В грибах выявлены кадмий (0,07 мг/кг), молибден (0,22 мг/кг), никель (3,32 мг/кг), стронций (4,95 мг/кг), свинец (0,39 мг/кг), хром (7,22 мг/кг), олово (4,71 мг/кг), кобальт (0,12 мг/кг), ванадий (0,178 мг/кг), серебро (0,26 мг/кг). Ртуть в карпофорах не обнаружена.

Необходимо отметить, что содержание токсичных тяжелых металлов в плодовых телах *A. polytricha* ниже предельно-допустимых уровней, указанных в п. 6.1 Гигиенического норматива «Показатели безопасности и безвредности для человека продовольственного сырья и пищевых продуктов» Санитарных норм и правил «Требования к продовольственному сырью и пищевым продуктам».

Одним из показателей радиационного повреждения молекулы гемоглобина является интенсификация образования метгемоглобина. Он является интегральным показателем сбалансированности процессов генерации в результате поступления и образования в организме окисляющих агентов и эффективности функционирования системы метгемоглобинредуктазы (табл. 1).



Распределение урожая плодовых тел *A. polytricha* по волнам плодоношения

Таблица 1. Оценка радиозащитной и стресс-протекторной эффективности *A. polytricha* (4 г/л) при приеме в течение 60 суток до воздействий (самцы)

Группы	MetHb, %	Hb, г/л	M _{MetHb} , %	M _{Hb} , г/л
Контроль	1,46 ± 0,18	103,82 ± 12,85	1,429	105,010
Облучение 0,35 Гр	1,59 ± 0,51	93,23 ± 18,95	1,580	93,115
<i>A. polytricha</i>	1,76 ± 0,78	95,00 ± 17,04	1,759	94,112
<i>A. polytricha</i> + облучение	2,01 ± 0,43	98,30 ± 37,35	1,826	100,392
Стресс	3,00 ± 1,12*	56,80 ± 33,98*	3,155	51,113
<i>A. polytricha</i> + стресс	2,71 ± 1,41	66,81 ± 24,07	2,282	60,148

* – различие статистически достоверно.

A. polytricha незначительно влияет на содержание метгемоглобина и гемоглобина в периферической крови и несущественно повышает их уровни при облучении в дозе 0,35 Гр. Иммунизационный стресс статистически достоверно повышает уровень метгемоглобина в крови и снижает содержание гемоглобина. При поступлении ВЭ аурикуляррии в сочетании с облучением и стрессовым воздействием выявлена тенденция к нормализации большинства показателей. Оценка выживаемости мышей после приема ВЭ *A. polytricha* в течение 30 суток (250 мг/кг) и облучения в дозе 7,0 Гр в среднем по группам животных (самцы и самки) выявила повышение выживаемости на 19,0 % по сравнению с группой облучения.

При исследовании влияния ВЭ на уровень спонтанного и индуцированного опухолеобразования в легких мышей было установлено, что у животных, употреблявших в течение 30 дней ВЭ аурикуляррии через 20 недель наблюдений количество спонтанных аденом в легких соответствовало уровню интактного контроля (табл. 2).

Таблица 2. Оценка опухолевого процесса в легких мышей, употреблявших с питьем ВЭ *A. polytricha*, через 20 недель после введения уретана

Группа животных	Количество животных	Аденом на группу	Количество аденом/мышь	Частота опухолеобразования, %
1. Контроль	12	4	0,33±0,21	33,3
2. Уретан	12	204	17,0±2,73*	100
3. <i>A. polytricha</i>	12	4	0,33±0,21*	33,3
4. <i>A. polytricha</i> + уретан	16	88	5,5±0,9**	100

* – различие статистически значимо при $p < 0,05$ по сравнению с контролем;

** – различие статистически значимо при $p < 0,05$ по сравнению с группой «уретан».

Введение интактным животным уретана привело к значительному росту числа аденом, а опухоли регистрировались у всех особей. Профилактический прием ВЭ аурикуляррии перед уретановой интоксикацией более чем в 3 раза снизил количество образующихся аденом по сравнению с группой «уретан» ($p < 0,05$). Однако, как и после уретановой интоксикации, аденомы регистрировались у 100 % животных.

Заключение. В результате исследований показаны особенности плодоношения *A. polytricha* на опилочных субстратах. В составе плодовых тел гриба присутствуют все необходимые для человека макро- и микроэлементы. Содержание токсичных тяжелых металлов в карпофорах гриба ниже предельно-допустимых уровней. ВЭ аурикулярии оказывают ингибирующее действие на спонтанный и индуцированный онкогенез в легких, повышают выживаемость при облучении в полудлетальной дозе и могут быть рекомендованы для дальнейшего изучения их фармакологических свойств с целью создания на их основе препаратов, в том числе и противоопухолевого действия. В целом, анализ особенностей роста и плодоношения *A. polytricha* на местных растительных субстратах, химического состава и биологически-активных свойств водных экстрактов гриба показывает перспективность интродукции аурикулярии густоволосистой в промышленную культуру Беларуси.

Литература

Биологические особенности лекарственных макромицетов в культуре: Сб. научных трудов в двух томах. Т. 1 / Под ред. чл.-кор. НАН Украины С. П. Вассера. Киев: Альтерпрес, 2011. 212 с.

Бордок И. В., Евтушенко Л. В., Лубянова В. М. Интродукция ценного лекарственного гриба *Auricularia polytricha* (Mont.) Sacc. в интенсивную культуру // Сахаровские чтения 2017 года: экологические проблемы 17-й междунар. научн. конф., 18–19 мая 2017 г., г. Минск, Республика Беларусь: в 2 ч. Ч. 2. С. 19–20.

Краснопольская Л. М., Белицкий И. В., Антимонова А. В. и др. Лекарственные базидиальные грибы: биотехнология культивирования и противоопухолевые свойства // Биотехнология: состояние и перспективы развития: Материалы Третьего Московского Межд. конгресса (Москва, 14–18 марта 2005 г.) Ч. 2. Москва: ЗАО «Экспо-биохим.-технологии», РХТУ им. Д. И. Менделеева, 2005. С. 72–73.

Фомина В. И., Бисько Н. А. Рост *Auricularia polytricha* (Mont.) Sacc. на растительных субстратах // Микология и фитопатология. 1994. Т. 28. Вып. 4. С. 24–28.

Постановка исследований в объеме первичной токсикологической оценки веществ: Метод. указания. Минск: 1994.

Руководство по экспериментальному (доклиническому) изучению новых фармакологических веществ. Москва, 2005. С. 28–216.

ЛЕКАРСТВЕННЫЕ БАЗИДИАЛЬНЫЕ ГРИБЫ С ГЕПАТОПРОТЕКТОРНЫМИ СВОЙСТВАМИ

Сушко С. Н.¹, Веялкина Н. Н.¹, Козлов А. Е.¹, Трухоновец В. В.²,
Цалкова Ю. А.¹, Фабушева К. М.¹

¹ Институт радиобиологии НАН Беларуси

² Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины, veyalkina@irb.basnet.by

Современная жизнь человека сопряжена с возрастающим влиянием техногенных факторов химической и физической природы. В настоящее время невозможно избавить людей, проживающих на загрязненных территориях и работающих на промышленных предприятиях и ядерных объектах, от воздействия химического загрязнения и влияния ионизирующей радиации. Вместе с тем, представляется актуальной разработка средств защиты человека от последствий влияния повреждающих факторов или уменьшения неблагоприятных эффектов подобного воздействия на организм, его системы и органы.

Среди протекторных средств особое внимание стоит уделить препаратам растительного происхождения. Основными преимуществами этой группы препаратов являются низкая токсичность и высокая безопасность даже при длительном систематическом применении, а также возможность их превентивного использования (Феофилова, 2013; Wasser, 2014). Большим потенциалом в этом смысле обладают лекарственные базидиальные грибы, получившие широкое распространение в официальной и народной медицине для лечения широкого спектра заболеваний. Кроме того, многие исследователи отмечают, что съедобные грибы не следует рассматривать просто в качестве пищи, так как многие из них содержат широкий спектр биологически активных соединений (Вассер, 2011; Jiang, 2014). Согласно литературным данным в грибах содержатся разнообразные биологически-активные вещества, среди которых – полисахариды, фенольные соединения, белки, полисахарид-белковые комплексы, липидные компоненты, терпеноиды, алкалоиды,

аминокислоты, нуклеотиды и нуклеозиды, ряд из которых обладают антиоксидантным, противовоспалительным, иммуномодулирующим и гепатопротекторным действием (Peralta, 2008; Lindequist et al., 2005).

Целью исследования было изучение гепатопротекторных свойств растворов, полученных путем спиртовой экстракции из плодовых тел грибов-базидиомицетов: Гериция гребенчатого (*Hericium erinaceus*), Трутовика лакированного (*Ganoderma lucidum*) и Опенка зимнего (*Flammulina velutipes*) на лабораторных животных в условиях острого токсического поражения печени.

Эксперименты были проведены на самках крыс линии Wistar. Животные содержались в условиях стационарного вивария Института радиобиологии НАН Беларуси на полноценном стандартном пищевом рационе согласно установленным нормам. Использование животных в эксперименте производилось с соблюдением норм и правил, регламентированных международными рекомендациями Европейской конвенции о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов в научных или иных целях (1986).

Была исследована гепатопротекторная активность спиртовых экстрактов плодовых тел базидиальных грибов *G. lucidum*, *H. erinaceus* и *F. velutipes* при внутрижелудочном введении в дозах 0,06; 0,3 и 0,6 мл/кг. В ходе экспериментов животные в 1–7-е сутки эксперимента получали внутрижелудочно спиртовые экстракты гриба, в 1-е и 3-и сутки эксперимента получали подкожные инъекции гепатотоксина (50 % раствор тетрахлорметана в дозе 2 мл/кг). Также были сформированы контрольные группы: контроль-ТХМ 50 % и контроль-растворитель. По окончании опыта животных выводили из эксперимента на фоне глубокого эфирного наркоза и проводили забор крови. Определение биохимических показателей сыворотки крови лабораторных животных проводили общепринятыми методами. Результаты обрабатывали методами вариационной статистики при помощи пакета IBM SPSS Statistics 21 с использованием критерия Стьюдента с поправкой Бонферони при уровне статистической значимости $p \leq 0,05$.

Введение крысам гепатотропного яда – тетрахлорметана вызывало интоксикацию организма животных, которая проявлялась в потере аппетита, вялости и истощении. Наблюдалось снижение прироста массы тела и повышение индекса печени. Ежедневное введение изучаемых экстрактов грибов в разной степени предупреждало снижение массы тела крыс, общие признаки интоксикации были менее выражены. Хотя применение исследуемых экстрактов полностью не предупреждало возрастание массы печени, но значительно снижало его по сравнению с группой животных, получавших только раствор тетрахлорметана, что указывает на менее выраженные признаки воспалительного процесса в данном органе.

При введении тетрахлорметана в сыворотке экспериментальных животных наблюдалось снижение уровня восстановленного глутатиона и повышение глутатионпероксидазы по сравнению с группой контроль/растворитель. Исследуемые экстракты в дозах 0,3 и 0,6 мл/кг в разной степени восстанавливали уровни глутатионпероксидазы и восстановленного глутатиона (таб.), что может свидетельствовать об изменении метаболизма в печени в сторону нормы.

Изменение биохимических показателей сыворотки крови крыс в контрольных группах, после двукратного введения тетрахлорметана и в группах получавших спиртовые экстракты грибов

Наименование группы	Восстановленный глутатион, мкм/л	Глутатион-пероксидаза, Е/л	Проксидантная емкость, мкм Fe(III) эквивалентов/л	АсАТ, Е/л	АлАТ, Е/л
Контроль / растворитель	153,1±12,5	119,9±26,6	66,94±11,0	68,18±4,21	60,91±8,93
Контроль CCl ₄	95,40±12,0	628,1±19,8	161,0±22,3	126,5±7,94	122,0±5,78
Трутовик лакированный <i>G. lucidum</i>					
0,06 мл/кг	97,22±16,4	452,1±67,6	92,10±45,9	135,3±24,2	109,5±18,7
0,3 мл/кг	137,5±15,3*	320,0±83,3*	115,1±15,8	97,35±12,9*	86,16±7,32*
0,6 мл/кг	137,1±20,8*	422,8±79,8	80,57±8,99*	101,5±10,3*	95,64±13,4*
Гериций гребенчатый <i>H. erinaceus</i>					
0,06 мл/кг	94,24±11,8	132,5±22,0*	167,2±12,3	75,78±25,0*	65,87±25,6*
0,3 мл/кг	169,7±18,3*	140,0±11,5*	125,5±44,7	60,04±4,99*	44,76±16,5*
0,6 мл/кг	138,7±29,4*	270,2±89,1*	85,82±23,4*	62,49±5,65*	47,16±17,9*
Опенка зимний <i>F. velutipes</i>					
0,06 мл/кг	97,33±14,0	634,2±55,3	133,1±24,1	136,9±44,2	120,8±20,8
0,3 мл/кг	125,9±17,9*	303±88,4*	96,45±21,3	127,0±31,8	82,00±12,2*
0,6 мл/кг	141,1±15,4*	459,5±53,3*	170,7±24,1	94,41±14,1	105,5±15,9

* – $p \leq 0,05$ по сравнению с группой контроль-CCl₄.

Результаты исследования биохимических показателей сыворотки крови лабораторных животных приведены в табл. Введение гепатотоксина вызывало возрастание количества прооксидантов в сыворотке крови практически в три раза по сравнению с контролем ($p \leq 0,05$) (табл.). Значимое влияние на прооксидантную емкость сыворотки крови животных оказывало введение спиртовых экстрактов *H. erinaceus* и *G. lucidum* в дозе 0,6 мл/кг, чего не отмечено в группах животных, потреблявших экстракт *F. velutipes*. Введение исследуемых спиртовых экстрактов на фоне токсического гепатита снижало нагрузку на антиоксидантную систему организма лабораторных животных, что и приводило к меньшей степени активации ее глутатионového звена.

Дисфункция печени крыс с токсическим гепатитом сопровождалась развитием цитолитического синдрома: наблюдалось резкое повышение ферментативной активности аланинаминотрансферазы и аспартатаминотрансферазы в сыворотке крови, данные показатели составили $126,5 \pm 7,94$ Е/л АсАТ и $122,0 \pm 5,78$ Е/л АлАТ при контрольных уровнях у животных, получавших инъекции растворителя – $68,18 \pm 4,21$ Е/л и $60,91 \pm 8,93$ Е/л, соответственно (табл.).

Внутрижелудочное ведение животным экстракта *G. lucidum* в дозах 0,3 и 0,6 мл/кг и *H. erinaceus* во всех исследуемых дозах предотвращало массивный выход трансаминаз в кровь, что проявлялось снижением активности АсАТ и АлАТ (табл.). Эффективности экстракта *F. velutipes* по данным показателям не отмечено.

Таким образом, этанольные экстракты плодовых тел *G. lucidum* и *H. erinaceus* в экспериментальной модели токсического гепатита проявляли гепатопротекторные свойства, способствуя восстановлению дисбаланса в работе ферментативного звена и антиоксидантной системы в организме лабораторных животных.

Представленные экспериментальные данные свидетельствуют о перспективности применения экстрактов культивированных базидиальных грибов в качестве пищевых добавок для повышения сопротивляемости организма негативным факторам, предотвращения и профилактики заболеваний. Выявление грибных экстрактов, обладающих наиболее выраженными гепатопротекторными, антиоксидантными, метаболическими эффектами является научным обоснованием для их применения в профилактике и лечении заболеваний в качестве компонентов оздоровительного питания.

Литература

Биологические особенности лекарственных макромицетов в культуре: сборник научных трудов в 2-х т. / Под ред. С. П. Вассера. Киев: Альтерпрес, 2011. 212 с.

Феофилова Е. П. и др. Фундаментальные основы микологии и создание лекарственных препаратов из мицелиальных грибов. М.: Национальная академия микологии, 2013. 152 с.

Jiang S. Medicinal properties of *Hericium erinaceus* and its potential to formulate novel mushroom-based pharmaceuticals / S. Jiang, S. Wang, Y. Sun, Q. Zhang // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2014. Vol. 98. P. 7661–7670.

Lindequist U., Timo H. J. N., Julich W.-D. The pharmacological potential of mushrooms. // Evid. Based Complement. Alternat. Med. 2005. Vol. 2. P. 285–299.

Peralta R.M. et al. Funcional properties of edible and medicinal mushrooms // Curr. Trends Microbiol. 2008. Vol. 4. P. 45–60.

Wasser S. P. Medicinal mushroom science: Current perspectives, advances, evidences, and challenges // Biomed. J. 2014. Vol. 37. P. 345–56.

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЛИШАЙНИКОВ В СРЕДНЕТАЕЖНЫХ ЕЛЬНИКАХ ЗЕЛЕНОМОШНЫХ С РАЗНОЙ ДАВНОСТЬЮ НАРУШЕНИЯ (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ)

Тарасова В. Н.

Петрозаводский государственный университет, tarasova1873@gmail.com

Современные бореальные леса отличаются высокой степенью нарушения в результате рубок, пожаров и загрязнения. В связи с интенсивным антропогенным воздействием мировая тенденция снижения биологического разнообразия затронула и тайгу (Butchart et al., 2010). Поэтому изучение потенциала лесных экосистем и их отдельных компонентов к восстановлению является важнейшей задачей современной экологии. Лишайники являются неотъемлемой частью бореальных лесов, в определенных условиях среды они часто образуют большую биомассу и отличаются

высоким разнообразием видов. Обладая повышенной чувствительностью к действию антропогенных факторов, эти организмы могут быть показателем определенных условий, в том числе – степени нарушения экосистем. Целью исследования являлось изучение общего разнообразия лишайников в ходе сукцессионной динамики еловых лесов в условиях средней тайги Республики Карелия.

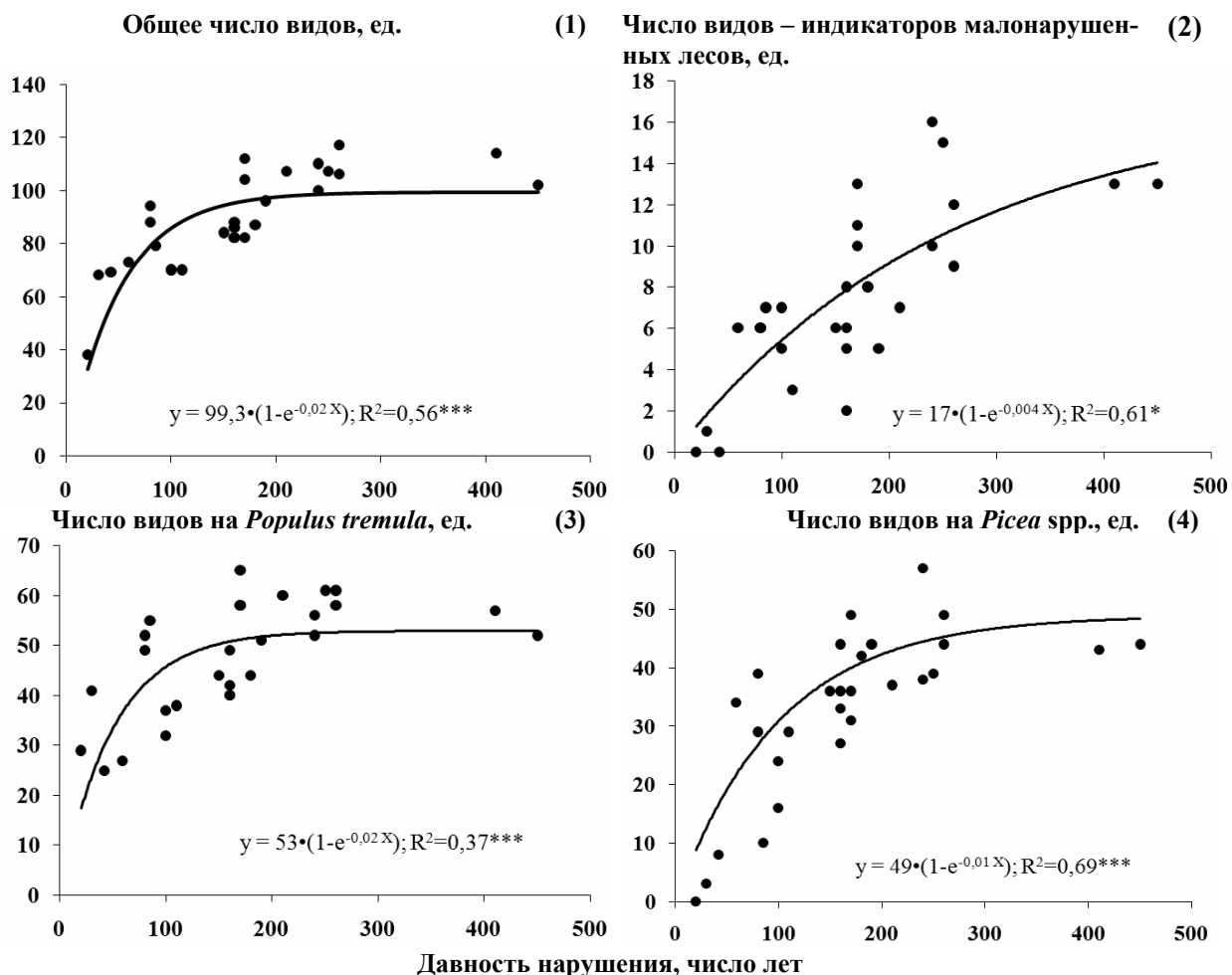
Исследования выполнены на 28 постоянных пробных площадях (ПП) размером 1 га в ельниках и осинниках, произрастающих на особо охраняемых природных территориях: в государственном природном заповеднике «Кивач», Национальном парке «Водлозерский», государственном природном заказнике «Кижский», а также в Петрозаводском городском округе и Водлинском лесничестве. Для определения давности нарушения использовался метод изучения популяционной структуры видов древесного яруса (в основном, *Picea* spp.) (Ставрова и др., 2016). Все изученные сообщества (ельники черничные и осинники разнотравно-черничные) рассматриваются в составе единого эколого-динамического ряда восстановления еловых лесов после нарушений. Они занимают равнинные участки на суглинистой морене без застойного увлажнения и имеют давность нарушения от 20 до 450 лет. Возраст деревьев *Picea* spp. варьирует от 1–263 лет, *Populus tremula* – от 5 до 203 лет.

Для выявления таксономического состава лишайников в сообществе (в границах ПП) исследовали: поверхность стволов и ветвей деревьев разных пород и состояния (живое, сухостойное, валеж), гниющую древесину и почву. Определение видов выполнено на основе изучения 4032 образцов с применением стандартных реактивов, определителей и микроскопической техники на кафедре ботаники и физиологии растений ПетрГУ и в Гербарии университета г. Хельсинки (Н). Анализ зависимостей числа видов от давности нарушения осуществляли на основе однофакторного регрессионного анализа с применением моделей криволинейной и линейной регрессии.

В результате исследований установлено, что еловые зеленомошные леса дренированных местообитаний, восстанавливающиеся через стадию осинового леса, обладают большим потенциалом формирования высокого разнообразия лишайников, включая редкие, охраняемые виды, а при условии длительной истории развития, могут служить резерватами для сохранения не менее 50 % локальных лишайнофлор и источниками для распространения лишайников на ландшафтном уровне. В них произрастает четверть лишайнофлоры Карелии, 19 % охраняемых в республике лишайников, 33 % видов – индикаторов малонарушенных лесов Северо-запада России. Всего в изученных ельниках на площади 28 га выявлен 281 таксон лишайников и близких к ним грибов, из них: 266 (265 видов и 1 подвид) лишайников, 7 лишайофильных грибов; 8 нелихенизированных грибов.

Число видов лишайников в восстанавливающихся ельниках варьирует от 38 до 117 на 1 га⁻¹; в отдельных сообществах реализуется от 14 % до 44 % видового состава лишайников, выявленных для лесорастительных условий ельников в среднетаежной подзоне Карелии (рис. 1). Общее число видов лишайников при увеличении давности нарушения возрастает и стабилизируется на уровне ~100 видов на 1 га площади елового сообщества спустя 200 лет после нарушения. Увеличение разнообразия лишайников в ходе сукцессии происходит, в основном, за счет увеличения числа видов, обитающих на осине (рис. 3), ели (рис. 4) и гниющей древесине, а также за счет накипных, кустистых лишайников, цианобактериальных и калициевидных видов. Это связано с увеличением числа микронизованных обитаний в пределах отдельных деревьев ели и осины, образованием субстрата в виде гниющей древесины на разных стадиях разложения, а также формированием микроклимата, особенностями которого является повышенная освещенность с преобладанием рассеянного света при повышенной относительной влажности воздуха.

Среди видов лишайников, предложенных в качестве индикаторов для выявления биологически ценных лесов на Северо-западе Европейской части России (Конечная и др., 2009), в еловых лесах среднетаежной подзоны Карелии обнаружено 27 видов (33 %). Ни один из данных видов не может быть индикатором лесов с давностью нарушения >260 лет. В 200–250 лет общее число индикаторов относительно стабилизируется на уровне 9–17 (в среднем, 12–14) видов на 1 га. Наиболее строгими индикаторами малонарушенных еловых лесов (>200 лет) являются *Chaenotheca chlorella*, *C. subroscida*, *Cladonia parasitica*, *Evernia divaricata*, *Hypogymnia vittata*, *Nephroma laevigatum*, *Ramalina thrausta*. Виды *Gyalecta truncigena*, *Leptogium saturninum*, *Nephroma parile* в условиях среднетаежных еловых лесов на западе европейской России не являются показателями сообществ с большой давностью нарушения. Общеизвестные индикаторы малонарушенных экосистем – калициевидные лишайники – появляются в лесах только спустя 40 лет после полного разрушения сообществ. При давности нарушения 20–80 лет число этих видов составляет всего 1–4 на га⁻¹. При увеличении давности нарушения с 80 до 450 лет число калициевидных видов возрастает в 7 раз; при этом момента стабилизации в разнообразии видов данной группы не отмечается.



Значения показателей общего видового разнообразия лишайников в еловых лесах южной Карелии с различной давностью последнего нарушения

Автор выражает глубокую благодарность Р. В. Игнатенко, О. П. Обабо и Л. А. Калачевой за помощь в сборе полевого материала, а также И. С. Степанчиковой, Д. Е. Гимельбранту (БИН РАН, г. Санкт-Петербург) и Т. Ahti, O. Vitikainen, L. Myllys (Университет г. Хельсинки) помощь в определении некоторых видов лишайников. Работа выполнена при финансовой поддержке гранта «Комплексная оценка восстановительного потенциала мохового и лишайникового покрова в ходе вторичных автогенных сукцессий в таежных экосистемах Северо-Запада России» (Госзадание Минобрнауки 5.8740.2017/БЧ).

Литература

Конечная Г. Ю., Курбатова Л. Е., Потемкин А. Д., Гимельбрант Д. Е., Кузнецова Е. С., Змитрович И. В., Коткова В. М., Малышева В. Ф., Морозова О. В., Попов Е. С., Яковлев Е. Б., Andersson L., Кияшко П. В., Skujienė G. Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России. Т. 2. Пособие по определению видов, используемых при обследовании на уровне выделов / Отв. ред. Л. Андерссон, Н. М. Алексеева, Е. С. Кузнецова. СПб., 2009. 258 с.

Ставрова Н. И., Гориков В. В., Катютин П. Н. Формирование структуры ценопопуляций лесобразующих видов в процессе послепожарного восстановления северо-таежных лесов // Труды Карельского научного центра РАН. 2015. № 12. С. 1–19.

Butchart S. H. M. Global biodiversity: indicators of recent declines S. H. M. Butchart, M. Walpole, B. Collen, A. van Strien, J. P. W. Scharlemann, R. E. A. Almond, J. E. M. Baillie, B. Bomhard, C. Brown, J. Bruno, K. E. Carpenter, G. M. Carr, J. Chanson, A. M. Chenery, J. Csirke, N. C. Davidson, F. Dentener, M. Foster, A. Galli, J. N. Galloway, P. Genovesi, R. D. Gregory, M. Hockings, V. Kapos, J. F. Lamarque, F. Leverington, J. Loh, M. A. McGeoch, L. McRae, A. Minasyan, M. H. Morcillo, T. E. E. Oldfield, D. Pauly, S. Quader, C. Revenga, J. R. Sauer, B. Skolnik, D. Spear, D. Stanwell-Smith, S. N. Stuart, A. Symes, M. Tierney, T. D. Tyrrell, J. C. Vie, R. Watson // Science. 2010. Vol. 328. P. 1164–1168.

РАСПРОСТРАНЕННОСТЬ КОРНЕВЫХ ГНИЛЕЙ ЗАПАДНО-АЛТАЙСКОЙ ЛЕСОРАСТИТЕЛЬНОЙ ПРОВИНЦИИ

Телегина О. С., Вибе Е. П.

Казахский НИИ лесного хозяйства и агролесомелиорации, kafri50@mail.ru

Пихтовые леса Рудного Алтая имеют водоохранное, водорегулирующее и защитное значение. Однако санитарное состояние этих лесов вызывает серьезное беспокойство в связи с большой зараженностью их грибными болезнями.

Целью исследования, проводимого в 2017 году, было уточнение распространенности корневых гнилей пихты сибирской в двух лесорастительных районах Западно-Алтайской лесорастительной провинции. Рельеф Западно-Алтайской провинции отличается большим разнообразием: от равнины в долине р. Иртыш и в низовьях Убы, до сильно – расчлененного речными долинами и крутыми склонами высокогорной зоны, абсолютные отметки этих ландшафтов от 230 м до 2600 м.

Объектами исследования являлись чистые и смешанные древостои пихты сибирской в разных группах возраста, включающие в себя по 20 пробных площадей в каждом лесорастительном районе. Пробные площади в спелых древостоях заложены только в чистых пихтовых насаждениях. Определение пораженности корневыми гнилями заключалось во взятии кернов возрастным буравом у корневой шейки каждого 5-го дерева на пробной площади. Стадии инфекционного процесса (гниения) определялись согласно описанию, данному А. М. Соловьевым (Соловьев, 1961, 1967).

Первый лесорастительный район – северный низкогорно-среднегорный пихтовых лесов, нами обследован на территории коммунального государственного учреждения (КГУ) «Риддерское лесное хозяйство». Климат района расположения участков резко-континентальный и отличается высокими летними и низкими зимними температурами. В целом, климат района благоприятно влияет на произрастание древесной, кустарниковой и травянистой растительности. На высотах ниже 1400–1500 м развит пояс пихтовых, пихтово-елово-кедровых лесов с березой, под которыми сформировались горно-лесные кислые неоподзоленные и слабооподзоленные почвы.

Обследованные в данном районе молодняки, произрастают под пологом березовых древостоев, распространенность корневой гнили в них не превышает 0,9 % (рис.1). Древесина керна пораженных деревьев имеет признаки I стадии гниения.

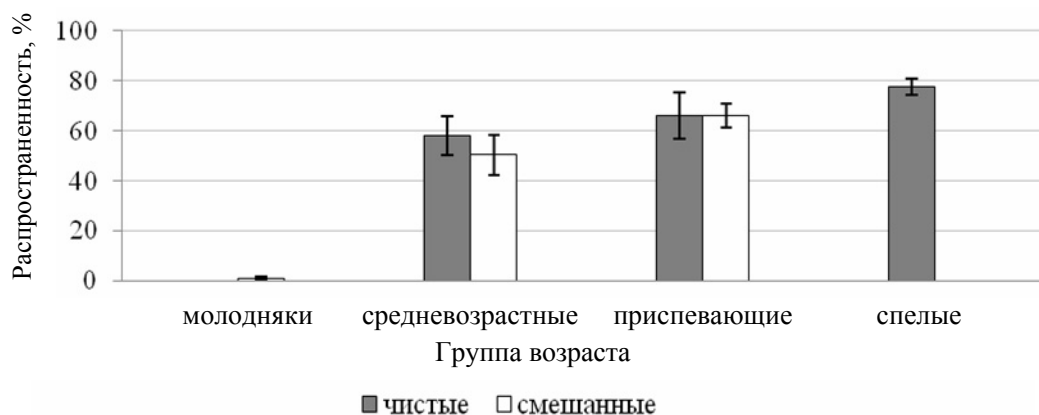


Рис. 1. Распространенность корневых гнилей в КГУ «Риддерское лесное хозяйство» в древостоях разных групп возраста и состава

В чистых пихтовых древостоях процент распространенности корневых гнилей составляет для средневозрастных – 57,8, приспевающих – 66,0 и для спелых 77,6. В средневозрастной группе максимальное количество пораженных деревьев приходится на I стадию гниения древесины (31,9 %), в сравнении с этим, количество деревьев со II стадией гниения меньше в 1,8 раз, с III – в 3,9 раз. В приспевающих и спелых древостоях доля деревьев с I стадией гниения равна 25,8 и 31,4 %, с III стадией гниения – 24,8 и 27,1 % соответственно. В этих группах возраста наименьшее количество деревьев приходится на II стадию гниения – 15,4 и 19,1 % соответственно.

В смешанных древостоях показатель распространенности для средневозрастных древостоев чуть ниже, чем в чистых, и равен 50,4 %, в приспевающих – 65,8 %. Значения распространенности в чистых и смешанных древостоях, в сравниваемых группах возраста, статистически не достоверны. Значения же степени поражения деревьев в смешанных древостоях имеют следующие распределение: в средневозрастных, также как и в чистых древостоях, наибольшая доля деревьев приходится на начальную стадию гниения и достигает 26,5 %, на II и III стадии гниения – 13,8 и 13,6 % соответственно; в приспевающих древостоях наоборот, наибольшая доля деревьев со II и III стадий гниения составляет 22,6 и 28,2 % соответственно, а с I стадией гниения – 15,0 %.

Территория КГУ «Черемшанское лесное хозяйство» обследована в районе западно-низкогорных пихтово-осиновых лесов. Природно-климатические условия в районе лесного учреждения благоприятны для произрастания пихты сибирской, а также березы, осины и других представителей местной древесно-кустарниковой флоры (Лесоустроительный проект..., 2010). Под пихтово-осиновыми, осиновыми лесами и кустарниками на северных склонах развиты горнолесные темно-серые оподзоленные почвы. Этим почвам соответствует наибольшая производительность лесов (I-I-а классы бонитета). На горнолесных светло-серых почвах насаждения достигают в основном II класса бонитета.

Результаты распространенности корневых гнилей по учреждению приведены на рис. 2.

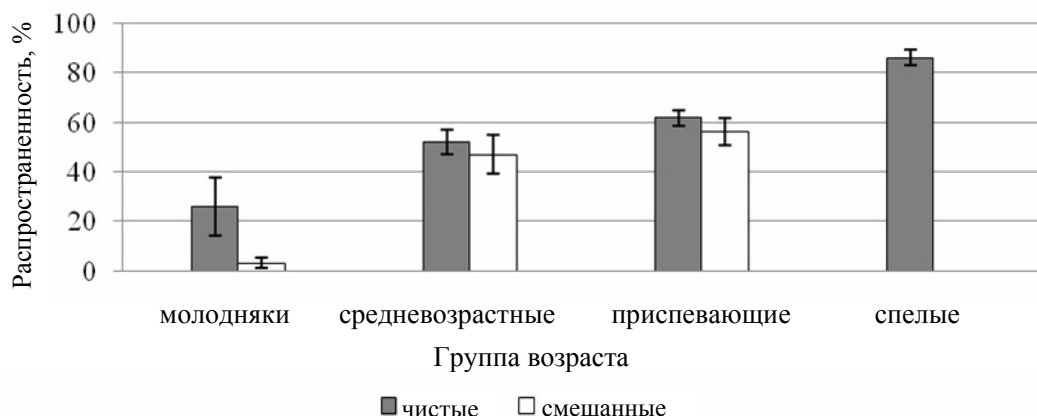


Рис. 2. Распространенность корневых гнилей в КГУ «Черемшанское лесное хозяйство» в древостоях разных групп возраста и состава

В молодом пихтаче, растущем под пологом пихты, распространенность корневых гнилей достигает 26,1 %, а в пихтаче, растущем под березовыми насаждениями – 3,3 %. На пробных площадях под осиновыми древостоями заражения молодняка не отмечено. В молодняке под пихтовыми древостоями у 5,1 % деревьев отмечена II стадия инфекционного процесса, а в остальных случаях только первая.

Распространенность корневых гнилей увеличивается с возрастом древостоя. В чистых по составу средневозрастных древостоях распространенность корневых гнилей достигает 52,0, в приспевающих – 61,8, в спелых – 86,2 %.

В средневозрастных насаждениях наибольшая доля деревьев приходится на II стадию гниения и составляет 27,8 %. С переходом в другую возрастную группу доля деревьев со стадиями инфекционного процесса изменяется следующим образом: в приспевающих на I стадию приходится – 18,4, на II – 21,9 и на III – 21,5 %, а в спелых древостоях – 21,2, 12,5 и 22,4 % соответственно.

В смешанных по составу насаждениях для средневозрастных древостоев распространенность составила 47,1, для приспевающих – 56,1 %. Так же как и в предыдущем районе исследования значения распространенности между чистыми и смешанными древостоями статистически не достоверны, за исключением молодняков.

В смешанных древостоях в средневозрастной группе в данном районе, также как и в предыдущем, на наибольшем количестве деревьев отмечена II стадия инфекционного процесса (21,8 %), а на I и III – 16,0 и 9,3 % соответственно. В приспевающей группе, наибольшее количество приходится на I (21,2 %) и III (22,4 %) стадии гниения, а на II – 12,5 %.

Корневые гнили, способствуют образованию ветровала и ослаблению пихтовых древостоев. При благоприятных условиях процессы гниения протекают не только в корнях растущих деревьев пихты, но и охватывают комлевую часть ствола, поэтому многие возбудители корневых гнилей являются одновременно причиной формирования комлевых гнилей, приводя к бурелому в нижней части ствола.

Основными возбудителями корневых гнилей, в исследуемых древостоях, являются *Heterobasidion parviporum*, *Armillaria mellea* и *Pholiota squarrosa* (рис. 3). Деревья пихты, пораженные корневой губкой, даже при значительном развитии гнили в корнях и стволах могут долго не усыхать. Процесс усыхания пихтовых насаждений ускоряет размножение насекомых-ксилофагов, на сильно ослабленных и усыхающих деревьях.



Рис. 3. Плодовые тела: а) *Heterobasidion*, б) *Armillaria*, в) *Pholiota*

Таким образом, при сравнительном анализе распространенности корневых гнилей пихты сибирской в двух лесорастительных районах Западно-Алтайской лесорастительной провинции значительных различий не выявлено. Распространенность увеличивается с возрастом, достигая в средневозрастных группах 47,1 % (смешанные) – 57,8 % (чистые), а в чистых спелых древостоях – 77,6–86,2 %.

Литература

- Соловьев А. М. К вопросу о зараженности грибными болезнями пихтовых лесов Лениногорского лесхоза // Труды Казахского научно-исследовательского института лесного хозяйства. 1961. Т. III. С. 313–326.
- Соловьев А. М. Корневая губка в пихтовых лесах Восточного Казахстана. Алма-Ата: Кайнар, 1967. 26 с.
- Лесоустроительный проект Государственного учреждения «Черемшанское государственное учреждение лесного хозяйства». Пояснительная записка. Т. I. Алматы, 2010. 218 с.

ОСОБЕННОСТИ ПОЧВЕННОЙ МИКОБИОТЫ В ПРОЦЕССЕ САМОВОССТАНОВИТЕЛЬНОЙ СУКЦЕССИИ В ТАЕЖНОЙ ЗОНЕ НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РОССИИ

Хабибуллина Ф. М.¹, Кузнецова Е. Г.², Панюков А. Н.²

¹ Российский университет дружбы народов, khabibullina.fluza@mail.ru

² Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

В таежной зоне северо-востока европейской части России (Республика Коми) следствием интенсивного хозяйственного лесопользования стало уменьшение площадей коренных хвойных лесов. На посттехногенных территориях восстановление экосистем может происходить, начиная как с пионерных травянистых группировок, так и непосредственно с лиственных древесных растений.

Микробиологические исследования были направлены на изучение особенностей почвенной микобиоты в экосистемах, формирующихся на техногенной пустоши в процессе самовосстановительной сукцессии на одинаковом субстрате и в одинаковых условиях.

Объектами наблюдения послужили две пробные площадки, расположенные параллельно друг другу вдоль автотрассы Сыктывкар-Киров. Растительные сообщества на обеих площадках формировались с «нуля» в ходе самовосстановительной сукцессии на техногенном суглинистом субстрате, оставшемся после реконструкции дороги.

К концу второго десятилетия самовосстановительного процесса на выровненной полосе породы с одной стороны дороги оформилось многолетнее разнотравно-злаковое сообщество. Общее число видов трав 32, фитоценоз является полидоминантным, однако преобладание луговых злаков (*Agrostis gigantea* Roth, *Phleum pratense* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth и др.) определяет «луговой» тип экосистемы. В сохранении признаков лугового сообщества играют также и элементы лугового разнотравья (*Lathyrus pratensis* L., *Vicia cracca* L., *Leucanthemum vulgare* Lam). Характерным для данного сообщества является сохранение в видовом составе эксплерентов (сорно-рудеральных растений) – *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Taraxacum officinale* Wigg., *Tussilago farfara* L. и др., указывающих на посттехногенное происхождение экосистемы. Кроме того, на участке отмечено начало колонизации древесными растениями *Pinus sylvestris* L., *Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh, *Populus tremula* L., *Salix caprea* L. Однако доминирование луговых злаков и отсутствие эдафического воздействия древесных растений обеспечивали стабильность травянистой системы.

С другой стороны дороги на суглинистом придорожном увале сформирован сероольшаник хвощово-разнотравный. Высота деревьев *Alnus incana* (L.) Moench. 5–8 м, сомкнутость крон высокая – 0,9–1,0. В травяном покрове отмечено 33 вида растений, преобладают хвощ (*Equisetum arvense* L.) и звездчатки (*Stellaria media* (L.) Vill., *S. holostea* L.). Большинство остальных видов присутствуют единично или рассеянно. Отличительной чертой травянистого яруса ольшаника является преобладание в нем видов лесного разнотравья и практически полное отсутствие злаков, что влияет на характер формирующейся подстилки.

Травяное сообщество и ольшаник представляют собой начальные стадии самовосстановительной сукцессии зональной лесной экосистемы – ельника зеленомошного.

На площадке с разнотравно-злаковым сообществом сформировалась лугоподобная почва, в ольшанике – новообразованная лесная (неоподзоленная) почва. Обе почвы примерно одного возраста (около 20 лет). По морфологическому строению они характеризуются ясно оформленным органогенным слоем и слабо дифференцированным суглинистым субстратом под ним. Биогенно-аккумулятивный органогенный слой новообразованных почв различается по строению. В многолетнем травяном сообществе лугового типа в почве выделяются два сопряженных горизонта – уплотненная дернина и минеральный гумусовый слой, в древесном сообществе – рыхлый органогенный слой, соответствующий формирующейся лесной подстилке, и под ним гумусированный суглинок. Своеобразие органогенно-аккумулятивного слоя связано с количеством и качеством приходящего на поверхность субстрата растительного материала, условий его трансформации. В нем (дернине, гумусовом горизонте, подстилке) аккумулированы гумус, некоторые элементы-биогены, обменные основания. Под этим слоем происходит снижение содержания данных показателей.

В дерновом горизонте почвы травяного сообщества выделено 14 видов грибов из 11 родов: *Aureobasidium*, *Mortierella*, *Mucor*, *Cephalosporium*, *Cladosporium*, *Geomyces*, *Paecilomyces*, *Penicillium*, *Phoma*, *Rhinochloidiopsis*, *Trichoderma* и стерильный мицелий. Среди целлюлозолитиков преобладают виды родов *Trichoderma* и *Geomyces*.

В биогенно-аккумулятивном слое ольшаника выделено 20 видов грибов из 8 родов *Mortierella*, *Chaetomium*, *Penicillium*, *Geomyces*, *Fusarium*, *Monocillium*, *Fusarium*, *Trichoderma* и темно- и светло окрашенные формы *Mycelia sterilia*. Комплекс микромицетов характеризуется численным и видовым преобладанием представителей рода *Penicillium*, частой встречаемостью стерильного мицелия и видов рода *Mortierella*. Среди целлюлозолитиков доминируют *Geomyces pannorum* и виды рода *Chaetomium*.

Специфическими видами в почве травяного сообщества являются *Aureobasidium pullulans*, *Mucor sp.*, *Cephalosporium terricola*, *Cladosporium cladosporioides*, *Paecilomyces sp.*, *Phoma sp.* и *Rhinochloidiopsis sp.*, которые не были обнаружены в ольшанике. В ольшанике выявлены виды родов *Fusarium*, *Monocillium* и *Fusarium*, которые отсутствуют в почве травяного сообщества. В почве ольшаника по частоте встречаемости доминируют виды рода *Penicillium* и стерильный мицелий.

Почвенную микобиоту ольшаника характеризует большее видовое разнообразие по сравнению с травяным сообществом.

Сравнение видового состава грибов в новообразованных почвах рассматриваемых экосистем и в подзолистой суглинистой почве ельника зеленомошного (зональной лесной экосистемы) показало низкое сходство их микобиоты, коэффициент Жаккара составил всего 9,2–10,3 %.

По биомассе преобладают в обеих почвах грибы. В биогенно-аккумулятивном слое почвы травяного сообщества биомасса бактерий в горизонте составляет 0,05, а биомасса грибов 1,44 мг/г почвы. В органогенном горизонте почвы ольшаника эти показатели 0,03 и 3,35 мг/г соответственно. Как видно из приведенных данных, грибная биомасса в ольшанике существенно выше, чем в травяном сообществе.

Биомасса бактерий и актиномицетов в ольшанике составляет 1,0–1,3 % от общей биомассы микроорганизмов. На долю микромицетов приходится подавляющая часть общей микробной биомассы (99 %), из которой 97 % составляет мицелий. Соотношение массы мицелия и спор в ольшанике составляет 98,1:1,9 %, что свидетельствует об активном состоянии микромицетов в биогенно-аккумулятивном слое. В почве под травами соотношение мицелия и спор – 86,2:13,8 %, доля бактерий в микробной массе составляет 3–6 %. Высокая численность спор грибов в биомассе отражает малоблагоприятные условия существования микромицетов, уменьшение в связи с этим их активности, увеличение покоящейся стадии в условиях травяного сообщества.

Изучение биомассы микроорганизмов свидетельствует о более высокой биологической активности почвы в ольшанике, чем под травами.

Таким образом, хотя развитие рассматриваемых экосистем начиналось на одном и том же субстрате и в одинаковых условиях, на данном этапе самовосстановительной сукцессии почвенные микобиоты отличаются друг от друга достаточно сильно, т. к. почва и ее микоченоз формируются в полном соответствии с типом растительного сообщества.

РЕДКИЕ ВИДЫ ГРИБОВ АБХАЗИИ

Хачева С. И.

Институт экологии Академии Наук Абхазии,
Абхазский государственный университет, khacheva2014@yandex.ru

Республика Абхазия расположена в Юго-западной части Большого Кавказа и характеризуется особенно резко выраженной вертикальной дифференциацией климатических зон и исключительным разнообразием климатических условий сильно связанных с пересеченным горным рельефом. В этом уголке Черноморского побережья Кавказа сохранились не только многие третично-реликтовые растения, но и некоторые характерные ландшафты, сходные с теми, которые господствовали здесь в прошлые геологические эпохи.

Одной из наиболее острых проблем современности является сохранение биоразнообразия живых организмов. Степень изученности разных таксонов органического мира не одинакова, и грибы относятся к наименее изученному царству живой природы. Важнейшим методом сохранения биоразнообразия является формирование особо охраняемых природных территорий (ООПТ), которые в Абхазии занимают 11 % от общей территории страны.

Республика Абхазия, до недавних исследований являлась недостаточно изученной в микологическом отношении, очевидно ввиду недопонимания значения данной группы грибов, так как в лесных сообществах они, занимая нишу гетеротрофного блока, выполняют разнообразные функции, влияя на структуру и функционирование фитоценоза. Ксилотрофные базидиомицеты, выполняя основную функцию в процессах биологической деструкции древесины в лесных экосистемах, участвуют в многолетних циклах круговорота веществ и, тем самым, обуславливают стабильность лесных биогеоценозов (Мухин, 1993; Частухин, Николаевская, 1969).

Изучение видового разнообразия ксилотрофных грибов и их экологических особенностей проводилось на территории Пицунда-Мюссерского заповедника и в Рицинском реликтовом национальном парке в течение 2010–2017 гг. Инвентаризация биоты ксилотрофных грибов основных лесообразующих формаций ООПТ Абхазии проводилась по стандартным методикам (Бондарцев, 1953).

К настоящему времени выявлено 209 видов грибов, из которых 55 видов попадают под категорию «редкие». Редкость таксона в природе обычно рассматривают как свидетельство его потенциального исчезновения из-за повышенной уязвимости, поэтому биологии редких видов и способам их сохранения уделяют большое внимание (Малышева, 2008). При изучении редких видов необходимо обращать внимание на следующие признаки (по шкале категорий статусов, занесенных в Красную Книгу Российской Федерации): географическое распространение; специфичность местообитания; локальный размер.

В январе 2001 г. Совет МСОП принял новую версию категорий и критериев: (EX) – исчезнувшие, (EW) – исчезнувшие в дикой природе, (CR) – находящиеся в критическом состоянии, (EN) – находящиеся под угрозой исчезновения, (VU) – уязвимые, (NT) – находящиеся в состоянии близком к угрожаемому, (LC) – вызывающие наименьшее опасение, (DD) – недостаток данных, (NE) – не оцененные. В России им соответствуют следующие категории редкости видов: 1) находящиеся под угрозой исчезновения; 2) уязвимые; 3) редкие; 4) выведенные из-под угрозы; 5) неопределенные.

Во всех Красных книгах России принимают практически те же категории, но несколько отличающиеся по своему содержанию. При анализе редких видов, например, заповедников, ООПТ и т.д. обычно принимают во внимание виды, включенные в международные и региональные Красные книги. Также к ним добавляются виды, редкие в самом заповеднике, на территориях ООПТ и т.д. Такой подход стирает границы между общепринятыми категориями редкости и локальной редкостью, поскольку виды редкие или исчезающие для страны или региона, на малых территориях могут быть широко распространенными и достаточно многочисленными. Поэтому применение здесь шкалы редкости принятой Комиссией по редким и исчезающим видам МСОП не вполне приемлемо.

В данной работе приняты условные обозначения «редкости» видов грибов по Малышевой (2008): единично – 1 находка, очень редко – 2 находки, редко – 3–5 находок, нередко – 6–10 находок, часто – более 10 находок, очень часто – более 25 находок.

Список видов ксилотрофных грибов со статусом «редкие», обитающие на ООПТ Абхазии, приводится в таблице.

Большая часть редких видов (40 видов) приурочена к старовозрастным ненарушенным лесам из таких лесообразующих пород, как бук восточный, каштан посевной, пихта кавказская, произрастающими в высокогорной зоне. В предгорной полосе почти в нетронutom состоянии сохранились характерные типы широколиственных лесов Колхиды, где также отмечается стабильная встречаемость редких видов (15 в.) в пределах всего ареала. Полученные данные позволяют сделать вывод о ценности обследованных лесов и необходимости дальнейшей охраны и мониторинга, как самих местообитаний, так и редких видов грибов в составе экологически полноценных природных популяций.

Данные о редких и нуждающихся в охране видах ксилотрофных грибов предложено использовать при подготовке издания Красной Книги Республики Абхазия.

Редкие виды ксилотрофных грибов в лесных сообществах ООПТ Абхазии

Вид	Критерий редкости
<i>Amyloporia crassa</i> (P. Karst.) Bondartsev et Singer	Редко
<i>Amylocorticium subincarnatum</i> (Peck) Pouzar	Единично
<i>Antrodia malicola</i> (Berk. et M. A. Curtis) Donk	Единично
<i>A. gossypium</i> (Speg.) Ryvarden	Очень редко
<i>A. romellii</i> (Donk) Niemelä	Единично
<i>Antrodiella fissiliformis</i> (Pilát) Gilb. et Ryvarden	Единично
<i>Ceriporia excelsa</i> S. Lundell ex Parmasto	Редко
<i>C. purpurea</i> (Fr.) Donk	Единично
<i>C. tarda</i> (Berk.) Ginns	Единично
<i>C. viridans</i> (Berk. et Broome) Donk	Единично
<i>Ceriporiopsis mucida</i> (Pers.) Gilb. et Ryvarden	Единично
<i>Climacodon pulcherrimus</i> (Berk. et M. A. Curtis) Nicol.	Редко
<i>Crustoderma dryinum</i> (Berk. et M. A. Curtis) Parmasto	Редко
<i>Crustomyces expallens</i> (Bres.) Hjortstam	Редко
<i>C. subabruptus</i> (Bourdot et Galzin) Jülich	Редко
<i>Cystostereum murrayi</i> (Berk. et M. A. Curtis) Pouzar	Редко
<i>Elmerina caryae</i> (Schwein.) D. A. Reid	Очень редко
<i>Emmia latemarginata</i> (Durieu et Mont.) Zmitr., Spirin et Malysheva	Единично
<i>Erastia salmonicolor</i> (Berk. et M. A. Curtis) Niemelä et Kinnunen	Единично
<i>Fibroporia vaillantii</i> (DC.) Parmasto	Редко
<i>Gloeophyllum protractum</i> (Fr.) Imazeki	Единично
<i>G. trabeum</i> (Pers.) Murrill	Редко
<i>Gloiothele citrina</i> (Pers.) Ginns et G. W. Freeman	Единично
<i>Hapalopilus ochraceolateritius</i> (Bondartsev) Bondartsev et Singer	Единично
<i>Hericium alpestre</i> Pers.	Редко
<i>H. cirrhatum</i> (Pers.) Nikol.	Очень редко
<i>H. coralloides</i> (Scop.) Pers.	Редко
<i>Hymenochaete cruenta</i> (Pers.) Donk	Редко
<i>Inonotus dryadeus</i> (Pers.) Murrill	Единично
<i>Irpex litschaueri</i> (Bourdot et Galzin) Kotir. et Saaren.	Очень редко
<i>Loweomyces wynneae</i> (Berk. et Broome) Jülich	Очень редко
<i>Oxyporus obducens</i> (Pers.) Donk	Очень редко
<i>Perenniporia subacida</i> (Peck) Donk	Редко
<i>Phellinus lundellii</i> Niemelä	Редко
<i>Ph. viticola</i> (Schwein.) Donk	Редко
<i>Pycnoporellus alboluteus</i> (Ellis et Everh.) Kotl. et Pouzar	Очень редко
<i>Phlebia centrifuga</i> P. Karst.	Очень редко
<i>Phylloporia ribis</i> (Schumach.) Ryvarden	Единично
<i>Physisporinus vitreus</i> (Pers.) P. Karst.	Очень редко
<i>Polyporus tuberaster</i> (Jacq. ex Pers.) Fr.	Редко
<i>Porodaedalea chrysoloma</i> (Fr.) Fiasson et Niemelä	Единично
<i>Postia floriformis</i> (Quél.) Jülich	Редко
<i>P. hibernica</i> (Berk. et Broome) Jülich	Очень редко
<i>P. rennyi</i> (Berk. et Broome) Rajchenb.	Очень редко
<i>P. ptychogaster</i> (F. Ludw.) Vesterh.	Единично
<i>Pseudomerulius aureus</i> (Fr.) Jülich	Единично
<i>Radulodon licentii</i> (Pilát) Ryvarden	Редко
<i>Rigidoporus crocatus</i> (Pat.) Ryvarden	Очень редко
<i>R. sanguinolentus</i> (Alb. et Schwein.) Donk	Редко
<i>Skeletocutis alutacea</i> (J. Lowe) Jean Keller	Очень редко
<i>S. carneogrisea</i> A. David	Редко
<i>Sparassis crispa</i> (Wulfen) Fr.	Редко
<i>S. laminosa</i> Fr.	Единично
<i>Trametopsis cervina</i> (Schwein.) Tomšovský	Редко
<i>Tyromyces kmetii</i> (Bres.) Bondartsev et Singer	Единично

Литература

- Бондарцев А. С. Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 1106 с.
- Мальшиева В. Ф., Мальшиева Е. Ф. Высшие базидиомицеты лесных и луговых экосистем Жигулей. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 242 с.
- Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993. 232 с.
- Частухин В. Я., Николаевская М. А. Биологический распад и ресинтез органического вещества в природе. Л.: Изд-во «Наука», Ленингр. отд., 1969. 325 с.

МОНИТОРИНГ ОХРАНЯЕМЫХ ВИДОВ ГРИБОВ В МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

Химич Ю. Р.

Институт проблем промышленной экологии Севера ФИЦ КНЦ РАН, ukhim@inbox.ru

В 2014 году вышло второе издание Красной книги Мурманской области (2014), куда вошли 18 видов грибов: *Cantharellus cibarius* Fr., *Clavariadelphus pistillaris* (L.: Fr.) Donk, *Clavariadelphus truncatus* (Quél.) Donk, *Clavicornia taxophila* (Thom) Doty, *Cortinarius violaceus* (L.) Gray, *Dichomitus squalens* (P. Karst.) D.A. Reid, *Elmerina caryae* (Schwein.) D.A. Reid, *Flaviporus citrinellus* (Niemelä et Ryvarden) Ginns, *Hericium coralloides* (Scop.) Pers., *Junghuhnia collabens* (Fr.) Ryvarden, *Laccaria amethystina* Cooke., *Leptoporus mollis* (Pers.) Quél., *Microstoma protractum* (Fr.) Kanouse, *Postia hibernica* (Berk. et Broome) Jülich, *Postia persicina* Niemelä et Y.C. Dai, *Sarcosoma globosum* (Schmidel) Casp., *Sidera lenis* (P. Karst.) Miettinen, *Skeletocutis lilacina* A. David et Jean Keller. В дополнительный список приложения к Красной книге, включено еще 5 видов грибов, нуждающихся в биологическом надзоре (*Antrodia crassa* (P. Karst.) Ryvarden, *Clavaria rosea* Fr., *Clavulinopsis corniculata* (Schaeff.) Corner, *Ramaria apiculata* (Fr.) Donk, *Ramariopsis pulchella* (Boud.) Corner).

Важнейшей задачей ведения региональной Красной книги между вторым и третьим изданием (2014–2024) является мониторинг охраняемых видов и получение новых данных по их распространению в Мурманской области. С 2014 года представления о распространении ряда видов существенно изменились. Так, лисичка желтая (*Cantharellus cibarius*) считалась редкой и была известна из Лапландского и Кандалакшского заповедников, Хибин, Лувеньгских тундр, Кейв, заповедника «Пасвик» (Красная книга..., 2014). В настоящее время данные о находках вида получены из ряда пунктов в Печенгском, Кольском, Кировском, Апатитском, Кандалакшском, Терском и Ловозерском районах, городов Мурманск, Полярный, Кировск. Это позволяет рекомендовать вид к исключению из Красной книги Мурманской области.

Для *Flaviporus citrinellus* и *Leptoporus mollis*, предпочитающих поселяться на древесине ели, местонахождения в Печенгском районе стали самыми северными в регионе (Кравченко и др., 2017). В окрестностях города Апатиты отмечена единичная находка паутинника фиолетового *Cortinarius violaceus*. До настоящего времени он был известен только по находкам в Лапландском и Кандалакшском заповедниках (Красная книга..., 2014).

Важной является современная находка ксилотрофа *Skeletocutis lilacina*, который упоминался для юга-запада региона по сборам конца 30-х гг. XX века и не отмечался в последующие годы (Коткова, 2007). Молодые плодовые тела единично зафиксированы на валежном стволе ели в окрестностях реки Канда (Khimich et al., 2017). Помимо *Skeletocutis lilacina* на юге региона на крупных стволах ивы встречен вид *Haploporus odoratus* (Sommerf.) Bondartsev et Singer, который редок в Фенноскандии и является потенциальным кандидатом на включение в следующее издание региональной Красной книги (Khimich et al., 2017). В Кандалакшском районе также выявлены новые местонахождения *Dichomitus squalens*, *Hericium coralloides*, *Junghuhnia collabens*, *Leptoporus mollis*.

В городе Апатиты выявлены новые местонахождения двух «бионадзорных» видов: *Clavaria rosea*, *Clavulinopsis corniculata*. В течение 2015–2017 гг. за ними ведутся специальные ежегодные наблюдения.

Таким образом, проведенные в 2014–2017 работы, позволили выявить около 30 новых местонахождений 12 видов грибов, внесенных в Красную книгу Мурманской области.

Работа выполнена в рамках темы НИР «Динамика восстановления биоразнообразия и функций наземных экосистем субарктики в условиях комбинированного действия природных и антропогенных факторов» и при частичной поддержке гранта РФФИ № 17-44-510841 p_a.

Литература

- Исаева Л. Г., Химич Ю. Р. К биоте афиллофороидных грибов полуострова Турий (Кандалакшский заповедник, Мурманская область) // Новости сист. низш. раст., 2015. Т. 49. С. 142–150.
- Красная книга Мурманской области. Изд. 2-е / Отв. ред. Н. А. Константинова, А. С. Корякин, О. А. Макарова, В. В. Бианки. Кемерово: «Азия-принт», 2014. 584 с.
- Коткова В. М. К микобиоте Мурманской области // Новости сист. низш. раст., 2007. Том 41. С. 127–132.
- Кравченко А. В., Боровичев Е. А., Химич Ю. Р., Фадеева М. А., Кутенков С. А., Костина В. А. Значимые находки растений, лишайников и грибов на территории Мурманской области // Труды КарНЦ РАН, 2017. № 7. С. 34–50.
- Khimich Yu. R., Isaeva L. G., Borovichev E. A. New findings of rare species of aphyllophoroid fungi for Eastern Fennoscandia in the Murmansk Region (North-West Russia) // Folia Cryptogamica Estonica, 2017. Fasc. 54. P. 37–41.

ЛИНЕЙНЫЕ И ОБЪЕМНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ГНИЛЕЙ СПЕЛЫХ И ПЕРЕСТОЙНЫХ ДУБРАВ ТЕЛЛЕРМАНОВСКОГО ЛЕСА

Чеботарев П. А., Чеботарева В. В.

Филиал ИЛАН РАН Теллермановское опытное лесничество, chebotareva@ilan.ras.ru

Теллермановский лесной массив – это уникальный природный комплекс с еще сохранившимися на небольших площадях остатками коренных дубовых лесов XVIII века, оставшихся от послепетровских времен. Понятно, что за период более чем в два века при прогрессирующих темпах лесозаготовок в лесодифицитном регионе лесостепи структура лесов претерпела глубочайшие изменения: сократились площади древостоев с преобладанием дуба, увеличилось присутствие в составе древостоев доли второстепенных лиственных пород, спутников дуба – ясеня обыкновенного, клена остролистного и полевого, липы сердцевидной, вяза гладкого. Эти теневыносливые породы в сочетании с широколиственными травами, такими как сныть, создают сплошную теневую среду под пологом сомкнутого леса, препятствуя появлению естественного возобновления светолюбивого дубового подроста. В искусственно создаваемых дубовых древостоях состояние дуба в плотном стоянии сомкнутого древостоя также уступает ясеню, клену, липе. В лесоводственной практике создания древостоев дуба на вырубках спелых древостоев в настоящий период превалирует метод формирования древостоев из порослевого возобновления дуба. Но порослевой дуб значительно уступает семенному по бонитету, устойчивости к болезням и вредителям, конкуренции с другими породами, товарным качествам стволов. Дуб, таким образом, деградирует из лесов региона.

В филиале Института лесоведения РАН Теллермановском опытном лесничестве ведутся обширные исследования процессов деградации дуба и трансформации ценных дубовых лесов в менее ценные лиственные древостои, влияния биогенных факторов, в том числе дереворазрушающих грибов, на состояние и трансформацию дубовых древостоев в лиственные формации без его участия. Необходимые сведения по структуре гнилевых фаутов всех лесообразующих пород лесостепи можно получить только в процессе проведения сплошных рубок и промера гнилей в стволах срубленных деревьев.

Для проведения опытных рубок в Теллермановском опытном лесничестве выбраны наиболее типичные участки дубравы снытьевой, нагорной. В качестве объектов приняты площади сплошных опытных рубок спелых и перестойных древостоев естественного происхождения.

1. Древостой спелого возраста, сформировавшийся естественным путем между 1878 и 1883 годами в кв. 7, выд. 1. По данным лесоустройства 1938 года насаждение, предшествующее рубке, имело состав по массе первого яруса 5Д3Лп2Яс+Кл, по данным ревизии лесоустройства 2012 г. древостой, сформировавшийся на вырубке, проведенной в XIX веке, имеет состав 4Яс3Лп2Д1Кл, возраст 125 лет, площадь вырубki – 0,5 га.

2. Древостой перестойного возраста естественного происхождения, оставшийся еще с послепетровских времен (восьмидесятые годы XVIII века), средний возраст деревьев дуба – 236 лет, почва – темно-серые суглинки. Состав 5Дн2Кло2Лп1Яо, полнота 0,6, II бонитета. В делянке была проведена чересполосная рубка.

До рубки проводился сплошной пересчет естественного возобновления всех пород, определялись категории состояния всех лесообразующих пород. В процессе рубки стволы деревьев раскряжывались, измерялись линейные параметры гнили. Объемы собственно гнилей вычислялись по формуле объема конуса. Гнили разделялись на коррозионные и деструктивные.

Распределение некоторых показателей деревьев в древостоях возрастных групп, принятых под опытные рубки, приводятся в табл. 1.

Запас деревьев дуба при их значительно меньшем количестве на 1 га по сравнению с деревьями остальных пород почти равен суммарной величине запасов этих деревьев. Объясняется этот факт намного превосходящими средними диаметрами деревьев дуба в сравнении с деревьями других пород, достигающими 1,5 м и более по диаметру на высоте груди и, соответственно, значительно большими объемами стволов, приближающимися к 15 м³. Показания средних высот деревьев насаждений объясняют вертикальную структуру древостоев – первый ярус составляют деревья дуба и ясеня, второй ярус сложен в основном липой и кленом остролистным, третий – кленом полевым и вязом.

Обращает на себя внимание большое количество подроста сопутствующих пород, особенно клена полевого, по сравнению с количеством подроста дуба, которое превосходит его в спелых древостоях в 572 раза и в перестойных древостоях в 197 раз!

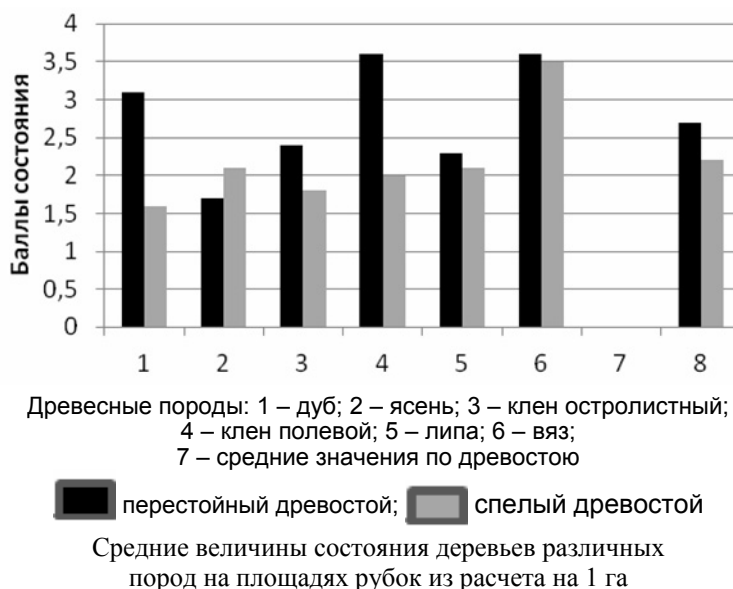
Таблица 1. Распределение некоторых таксационных показателей спелых и перестойных древостоев Теллермановского опытного лесничества ИЛАН РАН в расчете на 1 га

Порода	Группа возраста	Запас	Всего деревьев шт. · га ⁻¹	Присутствие пород в древостое, %	Средний диаметр, см	Средняя высота, м	Количество подроста до рубок, шт. · га ⁻¹
Дуб	спелые	163	56	15,5	53,9	30,7	50
	перестойные	262	30	8,1	81,8	34,9	67
Ясень	спелые	112	52	14,4	42,3	30,0	100
	перестойные	20	32	8,6	20,3	20,8	2100
Клен о.	спелые	59	92	25,4	23,0	19,9	5150
	перестойные	103	150	40,5	24,7	18,2	3663
Клен п.	спелые	1	12	3,3	10,8	13,1	20 050
	перестойные	7	48	13,0	14,4	13,3	5967
Липа	спелые	100	146	40,3	26,5	24,1	1400
	перестойные	20	15	4,1	33,3	23,5	200
Вяз	спелые	≤ 1	4	1,1	13,0	13,5	1850
	перестойные	15	95	25,7	10,0	9,8	1233
Итого по насаждению	спелые	435	362	100	28,25	21,8	28 600
	перестойные	427	370	100	30,75	20,1	13 200

Этот факт дает основание утверждать, что составы формирующихся древостоев будут складываться в основном из широколиственных сопутствующих пород, препятствующих естественному возобновлению светолюбивого дуба.

На рис. представлены средние показатели состояния (ось ординат) древесных пород (ось абсцисс) на площади рубки спелого и перестойного древостоев.

По средним показателям ослабления древостой перестойного возраста находится в значительно более ослабленном состоянии, чем древостой спелого возраста.



На его общую оценку повлияли низкие показатели состояния деревьев дуба первого яруса, деревьев клена полевого и вяза третьего яруса. В наилучшем состоянии находятся деревья ясеня.

Можно видеть, что деревья ясеня, клена остролистного, входящие в первый ярус дубового древостоя, имеют значительно более высокие показатели состояния, чем дуб. Остальные породы формируют второй, третий и четвертый яруса и имеют низкие показатели состояния. В табл. 2 приводятся линейные показатели гнилевого поражения основных лесообразующих пород перестойных и спелых древостоев.

Из данных таблицы 1 можно видеть, что все лесообразующие породы дубрав как спелого, так и перестойного возраста имеют гнили значительного протяжения в стволах и большие величины общего поражения, особенно дуб и липа.

Таблица 2. Линейные показатели гнилей 3–4 стадий в древостоях спелого и перестойного возраста, в расчете на 1 га

Порода	Возрастная категория	Всего деревьев на 1 га	Комлевые гнили 3–4 стадии: <u>коррозионные</u> деструктивные				Стволовые гнили 3–4 стадии: <u>коррозионные</u> деструктивные				Пораженность деревьев гнилями 3–4 стадии, % : <u>коррозионные</u> деструктивные
			D _п	D _{гн}	L _{гн}	N _д	D _п	D _{гн}	L _{гн}	N _д	
Дуб	спелые	56	<u>0,63</u> 0,69	<u>0,04</u> 0,18	<u>1,76</u> 0,77	<u>8</u> 14	<u>0,6</u> 0,68	<u>0,118</u> 0,084	<u>5,94</u> 3,08	<u>12</u> 40	<u>36</u> 96
	перестойные	30	<u>1,18</u> <u>1,08</u>	<u>0,45</u> <u>0,91</u>	<u>2,0</u> <u>2,3</u>	<u>5</u> <u>22</u>	<u>1,17</u> <u>1,06</u>	<u>0,26</u> <u>0,41</u>	<u>27,8</u> <u>23,7</u>	<u>12</u> <u>30</u>	<u>57</u> <u>100</u>
Ясень	спелые	52	<u>0,56</u> 0,55	<u>0,22</u> 0,18	<u>1,58</u> 1,0	<u>12</u> 18	<u>0,54</u> 0,53	<u>0,11</u> 0,13	<u>4,16</u> 4,96	<u>14</u> 26	<u>50</u> 85
	перестойные	32	<u>нет</u> <u>0,31</u>	<u>Нет</u> <u>0,1</u>	<u>нет</u> <u>2,6</u>	<u>нет</u> <u>8</u>	<u>0,43</u> <u>0,34</u>	<u>0,08</u> <u>0,04</u>	<u>1,3</u> <u>2,5</u>	<u>8</u> <u>5</u>	<u>25</u> <u>41</u>
Клен о.	спелые	92	<u>0,39</u> 0,33	<u>0,079</u> 0,141	<u>2,16</u> 1,83	<u>10</u> 68	<u>0,37</u> 0,371	<u>0,143</u> 0,084	<u>2,53</u> 3,82	<u>6</u> 34	<u>17</u> 100
	перестойные	150	<u>0,44</u> <u>0,47</u>	<u>0,35</u> <u>0,14</u>	<u>2,4</u> <u>2,2</u>	<u>8</u> <u>35</u>	<u>0,63</u> <u>0,48</u>	<u>0,2</u> <u>0,16</u>	<u>6,3</u> <u>8,1</u>	<u>10</u> <u>40</u>	<u>12</u> <u>50</u>
Липа	спелые	146	<u>0,35</u> 0,34	<u>0,1</u> 0,1	<u>1,14</u> 1,69	<u>16</u> 84	<u>0,3</u> 0,34	<u>0,12</u> 0,08	<u>9,35</u> 3,86	<u>4</u> 82	<u>14</u> 100
	перестойные	15	<u>0,51</u> <u>0,46</u>	<u>0,26</u> <u>0,16</u>	<u>2,7</u> <u>3,3</u>	<u>8</u> <u>2</u>	<u>0,54</u> <u>0,45</u>	<u>0,29</u> <u>0,19</u>	<u>16,5</u> <u>18,0</u>	<u>5</u> <u>5</u>	<u>87</u> <u>47</u>
Итого по насаждению	спелые	362	<u>0,48</u> 0,42	<u>0,11</u> 0,13	<u>1,66</u> 1,32	<u>46</u> 188	<u>0,45</u> 0,48	<u>0,12</u> 0,09	<u>5,5</u> 3,93	<u>36</u> 182	<u>23</u> 94,9
	перестойные	370	<u>0,6</u> <u>0,48</u>	<u>0,29</u> <u>0,26</u>	<u>2,5</u> <u>2,69</u>	<u>23</u> <u>82</u>	<u>0,69</u> <u>0,49</u>	<u>0,21</u> <u>0,16</u>	<u>12,98</u> <u>9,72</u>	<u>35</u> <u>93</u>	<u>16</u> <u>47</u>

Обозначения. D_п – средний диаметр пней с гнилями разного типа, см; D_{гн} – средние диаметры гнилей разных типов на пнях, см; L_{гн} – протяженность гнилей вверх от пня, м; N_д – количество деревьев с гнилями, штук.

Рассчитаны так же объемы выхода деловой древесины, отношение деловой древесины к общему объему стволов (%), объем гнилевой части стволов в принятых для изучения спелых и перестойных древостоях. По результатам этих работ получены следующие выводы

1. Несмотря на то, что объемы гнилей стволов в абсолютном и относительном выражении у деревьев дуба перестойного возраста наибольшие по сравнению с деревьями других пород, выход деловой древесины по сортаментам (фанерный кряж, пиловочник всех сортов) у них наивысший. Дуб черешчатый является наиболее устойчивой лесообразующей породой дубравы нагорной к развитию в стволах гнилей и тем самым сохраняет на длительный период деловые качества ствола. Ясень, клен, вяз уже в возрасте спелости повреждаются гнилевыми фаунами стволов в сильной степени и поэтому не являются желаемыми приемниками дуба.

Сравнительные данные анализа выхода деловой древесины у деревьев изучаемых пород показали, что в спелом древостое у некоторых пород он значительно выше, чем в насаждении перестойного возраста: по дубу – на 35,6 %, по ясеню – на 33,2 %, клену остролистному – на 7,7 %, исключение составляет липа, у которой незначительное увеличение выхода деловой древесины в насаждении перестойного возраста, – на 1,1 %.

Определена связь присутствия гнилей в стволах деревьев всех лесообразующих пород с визуально определяемыми показателями ослабления их крон (табл. 3).

Таблица 3. Связь присутствия гнили 3–4 стадии в стволах деревьев с состоянием их крон по визуальной оценке

Показатель связи	Древесные породы					
	Дуб	Ясень	Клен о	Клен п	Липа	Вяз
R – коэффициент корреляции	R-0,16	R-0,18	R-0,18	R-0,13	R=0,06	R=0,08
m _r -ошибка R	m _r -0,4	m _r -0,27	m _r -0,27	m _r -0,12	m _r -0,22	m _r -0,22
t-достоверность R	t-0,4	t-0,6	t-0,6	t-0,08	t-0,3	t-0,4

Вопреки нашим ожиданиям связь между искомыми зависимыми очень слабая и не достоверная. Этот феномен можно объяснить центральным расположением большинства гнилей по диаметрам стволов, которые не затрагивают (или мало затрагивают) проводящие ткани деревьев, что способствует сохранению их жизнеспособности.

Гнилевые фауны центральной части стволов деревьев дуба, как ядровой породы, не имеют значительной связи с внешним состоянием их крон. Тем не менее, гнили ослабляют механические свойства стволов, способствуют образованию значительных объемов древесного отпада, формированию обширных по площади прогалин в пологе древостоев, появлению обильного подроста теневыносливых сопутствующих дубу пород, препятствующих появлению естественного возобновления дуба и, тем самым, способствуют смене дуба на преобладание в пологе древостоев менее ценных лиственных пород и, в конечном счете, принимают активное участие в трансформации коренных дубовых формаций в лиственные насаждения без участия дуба в формуле состава древостоев.

Исследования, проведенные в дубравах Теллермановского опытного лесничества ИЛАН РАН, демонстрируют насущную необходимость в разработке программы по восстановлению лесов дубовых формаций в зоне лесостепи с применением искусственного лесовозобновления. В Филиале Института лесоведения РАН Теллермановском опытном лесничестве разработан и с успехом внедрен в практику метод интенсивного искусственного лесовосстановления дубрав с сокращенным сроком и числом проведения рубок ухода, исключающего прореживания и проходные рубки, и получением к возрасту главной рубки высокополнотных, высокобонитетных дубовых древостоев с 8-10 единицами дуба в формуле состава насаждения.

Литература

Стороженко В. Г., Коткова В. М., Чеботарев П. А. Динамика трансформации коренных дубрав и деструктурирующие базидиальные грибы Теллермановского леса (Воронежская область). М.: Лесной вестник, 2014. № 4 (18). С. 77–85.

Чеботарев П. А., Чеботарева В. В. Формирование искусственных дубовых древостоев в регионах лесостепной зоны Европейской части России // Флора и растительность Центрального Черноземья: Матер. межрегион. науч. конф. Курск: 5 апреля 2014. С. 174–179.

Чеботарев П. А., Чеботарева В. В., Стороженко В. Г. Структура и состояние древостоев в дубравах лесостепи естественного происхождения (на примере лесов Теллермановского опытного лесничества ИЛАН РАН Воронежской обл.) // Лесоведение. 2016. № 5. С. 43–49.

ВСТРЕЧАЕМОСТЬ ЛОБАРИИ ЛЕГОЧНОЙ (*LOBARIA PULMONARIA*) В ЗАПОВЕДНИКЕ «КОЛОГРИВСКИЙ ЛЕС»

Чернявин П. В., Лебедев А. В., Чистяков С. А., Гемонов А. В.

Государственный природный заповедник «Кологривский лес» им. М. Г. Синицына

Лобария легочная (*Lobaria pulmonaria*) – листоватый эпифитный лишайник рода Лобария (*Lobaria*) семейства Лобариевые (*Lobariaceae*). Занесен в Красную книгу Российской Федерации и Костромской области. Таллом лишайника представлен крупнолистными дольчато-лопастными пластинками. Поверхность слоевища является сетчато-ребристой, коричневой, очень часто с зеленоватым или оливковым оттенком. Нижняя сторона слоевища имеет пузырчатую неровную поверхность, напоминающую ткань легкого, что и является причиной названия этого лишайника (Красная книга..., 2009).

Лобария легочная является важным индикатором малонарушенных лесов за счет того, что, во-первых, приурочена к ненарушенным лесным биогеоценозам, а, во-вторых, хорошо идентифицируется в полевых условиях. Вместе с ней часто встречаются другие редкие виды растений. Это позволяет рассматривать лобарию в качестве биоиндикатора состояния лесов.

Заповедник «Кологривский лес» расположен в Кологривском, Нейском, Парфеньевском, Чухломском муниципальных районах (Центральное участковое лесничество) и в Мантуровском районе (Кастовское участковое лесничество) Костромской области. По итогам землеустройства 2010 года площадь Кологривского участка составляет 48094,6 га, Мантуровского участка – 10845,0 га. Оба участка в значительной степени отличаются друг от друга по породному составу древостоев (Дубенок, 2016).

Согласно лесорастительному районированию СССР по С. Ф. Курнаеву (1973) восточная часть области, в которой расположена территория Центрального участкового лесничества, относится к провинции востока Русской равнины Евразийской области лесов умеренного пояса с господством субнеморальных ельников из ели сибирской с участием ели европейской и пихты сибирской. Согласно лесорастительному районированию, предложенному А. В. Хорошевым с соавторами (Хорошев и др., 2013), леса заповедника являются репрезентативными для лесорастительного района «Пихтово-еловые неморальные леса подзоны южной тайги на моренных суглинистых и моренно-водноледниковых песчано-суглинистых отложениях времен московского оледенения южных отрогов Северных Увалов».

В результате проведенных маршрутных обследований выявлено, что лобария легочная на территории заповедника встречается в следующих типах леса: ельник папоротниковый, ельник кисличный, ельник черничный, ельник сфагновый. В ядре заповедника (коренные темнохвойные леса) лишайник был встречен на деревьях рябины (*Sorbus aucuparia*), липы мелколистной (*Tilia cordata*), клена остролистного (*Acer platanoides*), вяза шершавого (*Ulmus glabra*), ивы козьей (*Salix caprea*), березы белой (*Betula alba*), ели обыкновенной (*Picea abies*).

Встречаемость лишайника в ядре заповедника составляет 35,5 локальных групп на 1 км маршрута. Особенностью распространения лобарии легочной в коренных ельниках заповедника является отсутствие отмеченных встреч лишайника на деревьях осины. Высота прикрепления талломов на субстрате сильно варьирует. Были учтены деревья, на которых лобария поднималась до высоты 11 м (липа мелколистная), но в среднем высота поднятия над комлевой частью составляет 1,9 м в коренных лесах и 1,5 в производных. Минимальная зафиксированная высота таллома над комлем – 25 см.

В производных лесах лобария легочная была встречена на деревьях рябины (*Sorbus aucuparia*), липы мелколистной (*Tilia cordata*), клена остролистного (*Acer platanoides*), осины (*Populus tremula*). Встречаемость лишайника составляет 3,0 встреч деревьев-носителей на 1 км маршрута, но это значение является условным и несколько завышенным, так как преимущественно встречи фиксировались на старовозрастных или мертвых деревьях.

Литература

- Дубенок Н. Н., Чернявин П. В., Лебедев А. В., Гемонов А. В. Динамика лесов заповедника «Кологривский лес» // Вестник ПГТУ. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2016. № 3 (31). С. 5–18.
- Красная книга Костромской области. Кострома: ДПРиООС Костромской области, КГУ им. Н. А. Некрасова, 2009. 387 с.
- Курнаев С. Ф. Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука, 1973. 201 с.
- Хорошев А. В., Немчинова А. В., Авданин В. О. Ландшафты и экологическая сеть Костромской области. Ландшафтно-географические основы проектирования экологической сети Костромской области: моногр. / Кострома: КГУ им. Н. А. Некрасова, 2013. 428 с.

ОСОБЕННОСТИ ВОДНОГО РЕЖИМА ТАЛЛОМОВ ЛИШАЙНИКА ЛОБАРИЯ ЛЕГОЧНАЯ (*LOBARIA PULMONARIA* (L.) HOFFM.)

Чирва О. В., Андросова В. И.

Петрозаводский государственный университет,
tchirva.olga@yandex.ru, vera.androsova28@gmail.com

Лишайники – это пойкилогидридные долгоживущие и медленно растущие организмы, фотобионты которых переживают тысячи циклов усыхание-регидратация (Palmqvist, 2000). Поступление и потеря воды обусловлена физическими процессами, поэтому насыщенность талломов влагой играет важную роль в их нормальном функционировании.

Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm. – эпифитный листоватый лишайник, находящийся в настоящее время под угрозой исчезновения на большей части территории Европы, является влаголюбивым видом и его распределение на форофите во многом определяется условиями увлажнения. Подтверждением этому служит заселение лобарией легочной деревьев только с большим покрытием мхов (Rubio-Salcedo et al., 2015), позволяющих создавать оптимальные условия увлажнения: сохранять влагу, аккумулировать питательные вещества, поддерживать таллом в увлажненном состоянии продолжительный период (Тарасова, 2017). Кроме того, требования *L. pulmonaria* к увлажнению, отражаются в реакции этого вида на изменение климата в разных регионах. Так, положительная реакция этого вида на повышение суммы осадков зарегистрирована в Шотландии (Ellis, Coppins, 2007), отрицательная, на снижение суммы осадков и увеличение температуры, – в Италии (Nascimbene et al., 2016). Как и другие цефалодиевые хлоролишайники лобария легочная способна поглощать как капельно-жидкую воду, так и пары из влажного воздуха (Lange et al., 1986).

Основными показателями, используемыми для анализа водного режима и водоудерживающих способностей лишайников являются: 1. *Водоудерживающая способность* (*water holding capacity*, WHC) – показатель, выражаемый как отношение массы воды при насыщении к площади таллома и определяющий продолжительность периода гидратации; 2. *Специфическая масса таллома* (*specific thallus mass*, STM) – показатель, определяемый как отношение сухой массы таллома к его площади, и являющийся эквивалентом параметра удельной площади листа высших растений – SLA (*specific leaf area*). Несмотря на единичные исследования водоудерживающей способности лобарии легочной в литературе не приводятся сведения о параметрах водного режима разных возрастных стадий таллома этого лишайника и скорости его водопоглощения.

Целью настоящего исследования является изучение особенностей водного режима лишайника лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) разных возрастных состояний.

В основу работы легли материалы, собранные на территории заповедника «Кивач», Петрозаводского городского округа и заказника «Заозерский» с пробных площадей размером 1 га (100 × 100 м), заложенных Р. В. Игнатенко (Игнатенко, 2018). Для исследования отбирались образцы талломов эпифитного лишайника *L. pulmonaria*, принадлежащие к разным функционально-возрастным группам, выделенным И. Н. Михайловой (2005): стерильные, гипосоредиозные, мезосоредиозные, гиперсоредиозные, фертильные, субсенильные, сенильные. Анатомические особенности талломов лишайников (общая толщина, толщина корового слоя, толщина альгального слоя, доля альгального слоя, размеры клеток водорослей) анализировались с помощью приготовления срезов (Axio Scope A1). Скорость и максимальное водное насыщение измеряли гравиметрическим методом с помощью электронных весов ("OHAUS Discovery"). Анализ полученных данных осуществлялся с использованием однофакторного дисперсионного анализа.

Согласно полученным результатам общая толщина таллома образцов *L. pulmonaria* варьировала от 96 до 223 мкм. Наибольшие значения этого параметра были отмечены для фертильных талломов, наименьшие – для стерильных (табл.).

Значения площади талломов разных возрастных групп, также были минимальны у стерильных талломов, и максимальны – у фертильных. Зарегистрированы различия и в значениях удельной площади талломов (STM): они увеличиваются от стерильных талломов к фертильным и у сенильных сохраняются на том же уровне. Показатель STM, определяет степень удержания воды, и параметр WHC является его функций.

Средние значения исследованных параметров талломов *Lobaria pulmonaria* разных возрастных групп

Параметры	Возрастные состояния			
	<i>St</i>	<i>S</i>	<i>Fert</i>	<i>Sen</i>
Общая толщина корового слоя, мкм	95,83	125,66	223,36	188,18
Площадь талломов, см ²	3,96	6,36	6,63	4,82
STM, мг сух. веса · см ⁻²	7,53	9,62	11,04	11,12
Максим. водонасыщение, %	143	137	135	130
WNC, мг H ₂ O · см ⁻²	10,75	13,08	15,01	14,43
Скорость водонасыщения, мг · мин ⁻¹ · см ⁻²	0,49	0,35	0,20	0,51

Примечание: *St* – стерильные, *S* – соредиозные, *Fert* – фертильные, *Sen* – сенильные.

Наибольшее количество воды в отношении к сухому весу поглощали стерильные талломы лобарии (143 %), различия между другими группами не выявлены. Однако, значения водоудерживающей способности (WNC), напротив, были наименьшими у стерильных талломов, тогда как у других групп они также достоверно не отличались. Известно, что продолжительный период водонасыщения таллома у крупных лишайников компенсируется более продолжительным периодом сохранения воды после гидратации.

В ходе оценки скорости поглощения воды на единицу площади выявлены различия между возрастными состояниями талломов лобарии легочной. Так, наибольшая скорость водопоглощения зарегистрирована для стерильных и сенильных талломов, превышая почти в 2 раза это показатель у фертильных и соредиозных талломов. Насыщение водой талломов лишайников описывается логарифмической функцией $y = \ln(x) + b$. Угловым коэффициентом a функции является показателем скорости поглощения воды и был использован для оценки скорости поглощения воды при сравнительном анализе разных возрастных состояний. Полученные результаты соответствуют описанным ранее: наибольший коэффициент регистрируется у стерильных (0,013) и сенильных (0,016) особей. Следует также отметить, что скорость водопоглощения у всех исследованных возрастных групп лобарии резко увеличивалась в пределах 60–80 минут, после чего стабилизируется. Поскольку в литературе отсутствуют данные о скорости водопоглощения лобарии легочной, сравнить полученные результаты возможно только с данными по другим видам. Так, для распространенного эпифитного листоватого лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. указываются следующие значения коэффициента a уравнения, описывающего насыщения талломов водой: 0,023–0,025 (Андросова, 2012, Хромченкова, Дроздов, 2017).

Таким образом, согласно полученным данным стерильные талломы лобарии легочной характеризуются, большим водонасыщением и относительной высокой скоростью водопоглощения, наряду с наименьшими, по сравнению с другими возрастными состояниями, значениями показателей водоудерживающей способности. Полученные результаты совпали с предположениями ряда авторов (Gauslaa, Solhaug, 1998) о том, что небольшие ювенильные талломы вероятно обладают меньшей возможностью сохранять влагу, и могут представлять критическую стадию в жизненном цикле, в сравнении со зрелыми талломами.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ в рамках проекта № 5.8740.2017/к (Базовая часть Госзадания).

Литература

- Андросова В. И. Особенности физиологии и биохимии лишайников // Лишайники: физиология, экология, лишеноиндикация: учебное пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2012. С. 8–73.
- Игнатенко Р. В. Экология лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в растительных сообществах Карелии: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург, 201. 26 с.
- Михайлова И. Н. Анализ субпопуляционных структур эпифитных лишайников (на примере *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачева. 2005. № 1. Вып. 9. С. 124–134.
- Тарасова В. Н. Структура и динамика эпифитного мохово-лишайникового покрова в среднетаежных лесах Северо-Запада европейской части России: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург, 2017. 46 с.
- Хромченкова О. М., Дроздов Д. Н. Поглощение воды эпифитными лишайниками // Экологический вестник. 2017. № 1. Вып. 39. С. 10–14.
- Ellis C. J., Coppins B. J. Changing climate and historic-woodland structure interact to control species diversity of the 'Lobarion' epiphyte community in Scotland // Journal of Vegetation Science. 2007. Vol. 18. P. 725–734.
- Lange O. L., Kilian E., Ziegler H. Water vapor uptake and photosynthesis in lichens: performance differences in species with green and blue-green algae as phycobionts // Oecologia. 1986. Vol. 71. P. 104–110.

Nascimbene J., Casazza G., Benesperi R., Catalano I., Cataldo D., Grillo M., Isocrone D., Matteucci E., Ongaro S., Potenza G., Puntillo D., Ravera S., Zedda L., Giordani P. Climate change fosters the decline of epiphytic *Lobaria* species in Italy // Biological Conservation. 2016. Vol. 201. P. 377–384.

Palmqvist K. Carbon economy in lichens // New Phytol 148. 2000. P. 11–36.

Rubio-Salcedo M., Merinero S., Martínez I. Tree species and microhabitat influence the population structure of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria* // Fungal Ecology. Vol. 18. 2015. P. 1–9.

ВЛИЯНИЕ СЕРДЦЕВИННЫХ ГНИЛЕЙ НА ДРЕВЕСНУЮ ПРОДУКЦИЮ ДУБОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ

Чураков Б. П., Чураков Р. А.

Ульяновский государственный университет, churakovbp@yandex.ru

Процессы деградации и периодического усыхания дубрав носят глобальный характер и отмечается на всем протяжении ареала дуба. Причинами такого явления является воздействие на дубравы основных факторов окружающей среды: абиотических, биотических и антропогенных (Селочник, 2015; Стороженко и др., 2014; Харченко и др., 2010; Чеботарева и др., 2017; Чураков, 2000; Яковлев А. С., Яковлев И. А., 1999; Delatour, 1983; Luisi, Lerario, 1997; Thomas, Kiehne, 1995).

Существенный вред дубовым древостоям приносят трутовые грибы (Селочник, 2015; Толстопятов, 1979; Тузов, 2005; Чураков, 2000; Яковлев А. С., Яковлев И. А., 1999; Delatour, 1983). При этом развитие и распространение корневых и стволовых гнилей часто носит скрытый характер (Селочник, 2015, Тузов, 2005). По данным В. К. Тузова (2005), анализ условно здоровых деревьев без внешних признаков гнилевых болезней показал, что 35–40 % из них поражены гнилями.

Распространенность гнилей в лесах зависит от многих факторов, в том числе от лесоводственных параметров насаждений. Одной из важнейших характеристик, влияющей на пораженность лесов различными дереворазрушающими грибами, является средний возраст древостоя. Например, по данным А. А. Сазонова (2015), в целом по Белоруссии наблюдается тенденция увеличения встречаемости стволовых гнилей дуба с увеличением возраста древостоев. С повышением среднего возраста в древостоях дуба могут накапливаться и лучше проявляться ранее скрытые признаки поражения деревьев стволовыми гнилями.

Материалом для исследований были дубовые древостои Николаевского лесничества Ульяновской области. Изучались дубняки лещиновые – Д_л, снытьевые – Д_с и снытьево-осоковые – Д_{с-о}, пораженные и не пораженные дубовым *Inonotus dryophilus* (Berk.) Murr. и ложным дубовым *Phellinus robustus* (Karst.) Bourd. et Galz. трутовиками. Класс бонитета IV, полнота 0,7. Средняя зараженность дубовых древостоев ложным дубовым трутовиком по обследованным типам леса составляет 38,8 %, дубовым трутовиком – 40,6 %, что на 1,8 % выше зараженности дуба ложным дубовым трутовиком.

Выход деловой древесины из фауных деревьев зависит от линейной протяженности гнили в стволе. Определена линейная протяженность гнили, а также расчетный и фактический выход деловой древесины в пораженных ложным дубовым трутовиком разновозрастных древостоях дуба (табл. 1).

Таблица 1. Линейная протяженность гнили, расчетный и фактический выход деловой древесины для зараженных ложным дубовым трутовиком стволов дуба

Тип леса	Класс возраста	Протяженность гнили, м		Объем дерева, м ³	Выход деловой, м ³	
		абсол., м	относ., %		расчетн.	фактич.
Д _{с-о}	IV	2,9±0,4	21,3	0,07	0,02	0,017
	V	3,6±0,3	22,3	0,14	0,04	0,034
	VI	4,3±0,5	24,2	0,20	0,06	0,051
Среднее		3,6	22,6	0,14	0,04	0,034
Д _с	IV	3,1±0,3	21,8	0,08	0,02	0,017
	V	3,9±0,4	23,9	0,15	0,05	0,039
	VI	4,5±0,5	24,9	0,22	0,07	0,061
Среднее		3,8	23,5	0,15	0,05	0,039
Д _л	IV	3,6±0,2	24,3	0,08	0,02	0,017
	V	4,3±0,4	25,4	0,19	0,06	0,043
	VI	4,9±0,5	25,9	0,25	0,08	0,062
Среднее		4,3	25,2	0,17	0,05	0,041
Ср. по классам возраста	IV	3,2	22,5	0,08	0,02	0,017
	V	3,9	23,9	0,16	0,05	0,039
	VI	4,6	25,0	0,22	0,07	0,058
Ср. по типам леса		3,9	23,8	0,15	0,05	0,038

Средняя абсолютная линейная протяженность гнили от ложного дубового трутовика в обследованных древостоях дуба составляет 3,9 м (23,8 %). При среднем объеме стволовой древесины одного дерева 0,15 м³, расчетный выход деловой древесины составляет 0,05 м³ (33,3 %), а фактический выход с учетом сердцевинной гнили составляет 0,038 м³, или 25,3 %.

В табл. 2 представлены данные по линейной протяженности гнили, расчетному и фактическому выходу деловой древесины в древостоях дуба, пораженных дубовым трутовиком.

Таблица 2. Линейная протяженность гнили, расчетный и фактический выход деловой древесины для зараженных дубовым трутовиком стволов дуба разного возраста IV класса бонитета

Тип леса	Класс возраста	Протяженность гнили		Объем дерева, м ³	Выход деловой, м ³	
		абсол. м	относ., %		расчетн.	фактич.
Дс-о	IV	6,3±0,6	46,7	0,07	0,02	0,009
	V	8,4±0,7	53,2	0,14	0,04	0,018
	VI	8,6±0,3	50,3	0,20	0,06	0,029
Среднее		7,8	50,2	0,14	0,04	0,019
Дс	IV	6,8±0,5	47,2	0,08	0,02	0,011
	V	8,5±0,4	52,5	0,15	0,05	0,025
	VI	9,1±0,5	51,1	0,22	0,08	0,031
Среднее		8,1	50,3	0,15	0,05	0,022
Дл	IV	6,5±0,4	44,8	0,08	0,02	0,010
	V	8,8±0,5	53,3	0,19	0,06	0,031
	VI	9,3±0,3	52,5	0,25	0,08	0,038
Среднее		8,2	50,3	0,17	0,05	0,026
Ср. по классам возраста	IV	6,5	46,2	0,08	0,02	0,010
	V	8,6	53,0	0,16	0,05	0,025
	VI	9,0	51,3	0,22	0,07	0,033
Ср. по типам леса		8,0	50,2	0,15	0,05	0,023

Средняя абсолютная протяженность гнили от дубового трутовика в обследованных древостоях равна 8,0 м (50,2 %). То есть линейная протяженность гнили от дубового трутовика на 4,1 м больше аналогичного показателя ложного дубового трутовика. Фактический выход деловой древесины при поражении дуба дубовым трутовиком снижается на 39,5 % по сравнению с ложным дубовым трутовиком.

Практический интерес для арендаторов лесных участков и работников лесного хозяйства представляет фактический выход деловой древесины в пораженных сердцевинной гнилью древостоях в пересчете на единицу площади. В табл. 3 представлены данные по фактическому выходу деловой древесины на 1 га в древостоях дуба, пораженных ложным дубовым трутовиком.

Таблица 3. Расчетный и фактический выход деловой древесины в древостоях дуба, пораженных ложным дубовым трутовиком

Тип леса	Класс возраста	Выход деловой, м ³		Кол-во деревьев, шт./га		Запас, м ³ /га	Выход деловой, м ³ /га	
		расч.	факт	всего	зараж.		расч.	факт.
Дс-о	IV	0,02	0,017	1216	392	85,1	24,3	23,1
	V	0,04	0,034	931	336	130,3	37,2	35,2
	VI	0,06	0,051	711	269	142,2	42,7	40,2
Среднее		0,04	0,034	953	332	119,2	34,7	32,8
Дс	IV	0,02	0,017	1175	431	94,0	23,5	22,2
	V	0,05	0,039	943	376	141,5	47,1	42,9
	VI	0,08	0,061	698	288	153,6	55,8	50,4
Среднее		0,05	0,039	939	365	129,7	42,1	38,5
Дл	IV	0,02	0,017	1162	438	93,0	23,2	21,9
	V	0,06	0,043	904	375	171,8	54,2	47,8
	VI	0,08	0,062	701	323	175,3	56,1	50,2
Среднее		0,05	0,041	922	379	146,7	44,5	40,0
Ср. по классам возраста	IV	0,02	0,017	1184	420	90,7	23,7	22,4
	V	0,05	0,039	926	362	147,9	46,2	42,0
	VI	0,07	0,058	703	293	157,0	51,5	46,9
Ср. по типам леса		0,05	0,038	938	358	131,9	40,4	37,1

Средний запас древесины по 3 типам леса составляет 131,9 м³ на 1 га. Расчетный выход деловой древесины равен 40,4 м³ (30,6 %) на 1 га. Фактический выход деловой древесины составляет 37,1 м³ на 1 га (28,1 %). Следовательно, поражение части деревьев в древостое ложным дубовым трутовиком приводит к снижению выхода деловой древесины с 1 га на 3,3 м³, или на 2,5 %.

Определен расчетный и фактический выход деловой древесины в древостоях, пораженных дубовым трутовиком (табл. 4).

Таблица 4. Расчетный и фактический выход деловой древесины в древостоях, пораженных дубовым трутовиком

Тип леса	Класс возраста	Выход деловой, м ³		Кол-во деревьев, шт./га		Запас, м ³ /га	Выход деловой, м ³ /га	
		расч.	факт	всего	зараж.		расч.	факт.
Д _{с-о}	IV	0,02	0,009	1216	443	85,1	24,3	19,4
	V	0,04	0,018	931	371	130,3	37,2	29,1
	VI	0,06	0,029	711	315	142,2	42,7	32,9
Среднее		0,04	0,019	953	376	119,2	34,7	27,1
Д _с	IV	0,02	0,011	1175	441	94,0	23,5	19,5
	V	0,05	0,025	943	381	141,5	47,1	37,6
	VI	0,08	0,031	698	306	153,6	55,8	40,8
Среднее		0,05	0,022	939	376	129,7	42,1	32,6
Д _л	IV	0,02	0,010	1162	423	93,0	23,2	19,0
	V	0,06	0,031	904	377	171,8	54,2	43,3
	VI	0,08	0,038	701	314	175,3	56,1	42,9
Среднее		0,05	0,026	922	371	146,7	44,5	35,0
Ср. по классам возраста	IV	0,02	0,010	1184	436	90,7	23,7	19,3
	V	0,05	0,025	926	376	147,9	46,2	36,7
	VI	0,07	0,033	703	311	157,0	51,5	38,9
Ср. по типам леса		0,05	0,023	938	374	131,9	40,4	31,6

При поражении части деревьев в древостое дубовым трутовиком выход деловой древесины снижается на 8,8 м³ (6,7 %) и равен 31,6 м³ на 1 га (23,9 %). Дубовый трутовик снижает фактический выход деловой древесины в древостое на 6,7 м³ (4,2 %) с 1 га больше по сравнению с ложным дубовым трутовиком. Определен фактический выход деловой древесины в древостоях, одновременно пораженных двумя возбудителями сердцевинной гнили – дубовым и ложным дубовым трутовиками (табл. 5).

Таблица 5. Расчетный и фактический выход деловой древесины в древостоях дуба, пораженных дубовым и ложным дубовым трутовиками

Тип леса	Класс возраста	Выход деловой, м ³		Кол-во деревьев, шт./га		Запас, м ³ /га	Выход деловой, м ³ /га	
		расч.	факт	всего	зараж.		расч.	факт.
Д _{с-о}	IV	0,02	0,013	1216	835	85,1	24,3	18,5
	V	0,04	0,026	931	707	130,3	37,2	27,3
	VI	0,06	0,040	711	584	142,2	42,7	31,0
Среднее		0,04	0,023	953	709	119,2	34,7	25,6
Д _с	IV	0,02	0,014	1175	872	94,0	23,5	18,3
	V	0,05	0,032	943	757	141,5	47,1	33,5
	VI	0,08	0,046	698	594	153,6	55,8	35,6
Среднее		0,05	0,035	939	741	129,7	42,1	29,1
Д _л	IV	0,02	0,013	1162	861	93,0	23,2	17,2
	V	0,06	0,037	904	752	171,8	54,2	36,9
	VI	0,08	0,050	701	637	175,3	56,1	37,0
Среднее		0,05	0,035	922	750	146,7	44,5	30,4
Ср. по классам возраста	IV	0,02	0,013	1184	856	90,7	23,7	18,0
	V	0,05	0,032	926	739	147,9	46,2	32,6
	VI	0,07	0,045	703	605	157,0	51,5	34,5
Ср. по типам леса		0,05	0,030	938	733	131,9	40,4	28,4

При одновременном поражении части деревьев двумя возбудителями сердцевинной гнили фактический выход деловой древесины снижается до 28,4 м³ на 1 га, что на 8,7 м³/га ниже, чем при поражении древостоев только ложным дубовым трутовиком и на 3,2 м³/га ниже по сравнению с древостоями, пораженными только дубовым трутовиком. Кроме того, относительный выход деловой древесины в среднем по 3 типам леса снижается до 19,9 % при расчетном выходе деловой 30,0 %, т.е. снижение составляет 10,1 %.

ВЫВОДЫ

1. Средняя зараженность дубовых древостоев ложным дубовым трутовиком составляет 38,8 %, дубовым трутовиком в – 40,6 %.

2. Средняя линейная протяженность гнили от ложного дубового трутовика в обследованных древостоях дуба составляет 3,9 м (23,8 %), от дубового трутовика – 8,0 м, или 50,2 % от общей длины ствола.

3. Расчетный выход деловой древесины равен 40,4 м³ на 1 га, что соответствует 30,6 % от общего запаса древесины. Фактический выход деловой древесины, с учетом поражения части деревьев ложным дубовым трутовиком, составляет 37,1 м³ на 1 га, или 28,1 %.

5. При поражении части деревьев дубовым трутовиком фактический выход древесины снижается на 8,8 м³ (6,7 %) по сравнению с расчетным и равен 31,6 м³ на 1 га (23,9 %).

6. При одновременном поражении деревьев двумя возбудителями сердцевинной гнили фактический выход деловой древесины в дубовом древостое снижается до 28,4 м³ на 1 га.

7. При одновременном поражении дубовых древостоев двумя возбудителями сердцевинной гнили относительный выход деловой древесины в среднем по 3 типам леса снижается до 19,9 % при расчетном выходе деловой 30,0 %, т.е. снижение составляет 10 %.

Литература

Сазонов А. А. Динамика пораженности дубрав стволовыми гнилями в некоторых лесхозах Гомельской области в течение 2006–2014 гг. // Проблемы лесной фитопатологии и микологии. Матер. IX Междунар. конф. Минск – Москва – Петрозаводск, 2015. С. 177–180.

Селочник Н. Н. Состояние дубрав Среднерусской лесостепи и их грибные сообщества. М.–СПб., 2015. 215 с.

Стороженко В. Г., Коткова В. М., Чеботарев П. А. Динамика трансформации коренных дубрав и деструктурирующие базидиальные грибы Теллермановского леса (Воронежская область) // Лесной вестник. М.: МГУЛ, 2014. № 4 (18). С. 77–85.

Толстомятов С. И. О причинах усыхания дуба черешчатого // Лесное хоз-во. 1979. № 7. С. 14–16.

Тузов В. К. Анализ основных факторов, определяющих неудовлетворительное состояние дуба черешчатого // Повыш. устойч. и продукт. дубрав. Чебоксары-Казань, 2005. С. 37–40.

Харченко Н. А., Михно В. Б., Харченко Н. Н. и др. Деградация дубрав Центрального Черноземья. Воронеж: Воронеж. лесотех. академ., 2010. 604 с.

Чеботарева В. В., Чеботарев П. А., Стороженко В. Г. Тенденции естественной смены дубовых древостоев на смешанные лиственные насаждения в зоне лесостепи (на примере древостоев Теллермановского опытного лесничества ИЛАН РАН) // Ульяновский медико-биол. журн. Ульяновск, 2017. № 2. С. 172–179.

Чураков Б. П. Фитопатогенные грибы дубовых лесов // Грибные сообщества лесных экосистем. М.–Петрозаводск, 2000. С. 292–316.

Яковлев А. С., Яковлев И. А. Дубравы Среднего Поволжья. Йошкар-Ола: Марийский гос. техн. унив., 1999. 351 с.

Delatour C. Les deperissements de chenes en Europa // Rev. For. 1983. № 35. P. 265–282.

Luisi N., Lerario P. Monitoring of Armillaria spp. in southern Italy and their pathogenicity on oaks / Problems of Forest Phytopath. and Mycolog. Abstracts, of IV Intern. Conf. Moscow, 1997. P. 119–124.

Thomas F. M., Kiehne U. The nitrogen status of oak stands in Northern Germany and its role in oak decline // Nutrient uptake and cycling in forest ecosystems / Ed. by Nillson L. O., Huttel F., Johansson U. T. et al. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1995. P. 671–676.

ИЗМЕНЕНИЕ ВИДОВОГО БОГАТСТВА КЛАВАРИОДНЫХ ГРИБОВ В ЛЕСОТУНДРОВОЙ ЗОНЕ ЕВРАЗИИ

Ширяев А. Г.

Институт экологии растений и животных УрО РАН, anton.g.shiryaev@gmail.com

В лесотундровой зоне Евразии обнаружено 76 видов клавариоидных грибов (Ширяев, 2014), что составляет 11,4 % видов этой группы, известных в мире. В пределах Северной Евразии внутри природных зон видовое богатство клавариоидных грибов увеличивается от арктических пустынь до бореальных лесов, а затем уменьшается к степям и умеренным пустыням. Самая богатая микобиота соответствует подтаежным лесам, тогда как в лесотундре оказывается в 3,2 раза беднее (табл.).

Число видов клавариоидных грибов в широтных зонах и долготных секторах севера Евразии

Широтная зона	Долготный сектор							Всего
	Фенно-скандия	Канино-Печора	Урал	Ямало-Гыдан	Таймыр	Якутия	Чукотка	
Арктические пустыни	6	5	5	–	5	–	–	6
Тундра	37	31	33	27	26	27	37	46
Лесотундра	60	51	54	41	42	36	42	76
Северная тайга	84	66	67	58	52	50	67	101

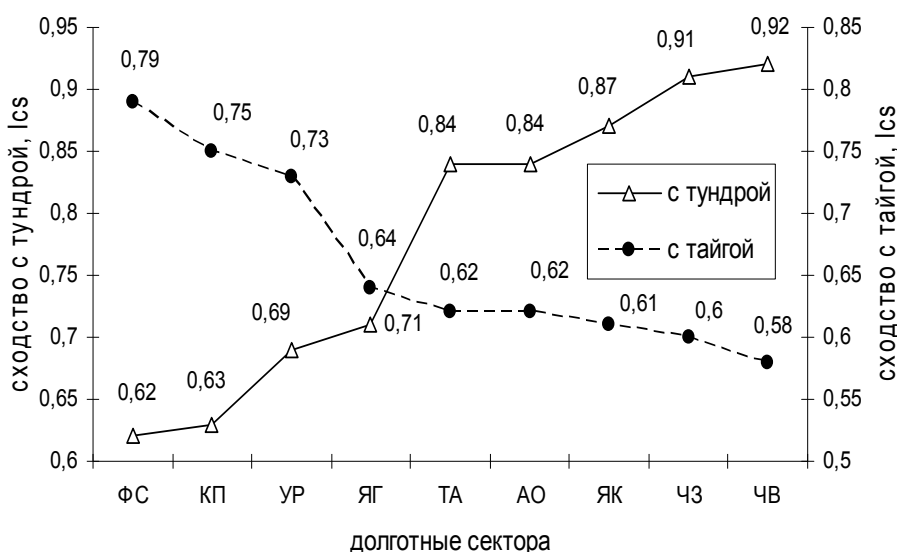
Прочерк обозначает отсутствие региона.

Видовое богатство грибов существенно отличается в различных долготных секторах (табл.), что обусловлено разницей климатических показателей, например, между морскими долготными секторами (в Фенноскандии) и ультраконтинентальными (в Якутии). С ростом суровости условий число видов снижается. Например, в Якутской лесотундре выявлено всего 36 видов, тогда как в Фенноскандии – 60. В этом случае якутский сектор оказывается на 40 % беднее. Аналогичные тенденции обнаружены для смежных биомов, а эти различия уменьшаются с ростом широты (Ширяев, 2014).

Традиционно, анализируя структуру макромицетов тундровой и лесной зоны, зону экотона между ними – лесотундровую часть – относят к таежно-лесной зоне, что подкреплено результатами геоботанических и фитогеографических исследований (Walker et al., 2005; Ermakov, Bohn, 2011). Несомненно, для многих групп макромицетов, трофически связанных преимущественно с древесными породами, лесотундра выступает составной частью таежной микобиоты, но для клавариоидных, приуроченных к различным типам субстратов (развиваются на древесине, почве, травах и т.п.), установлены некоторые несоответствия этому правилу. Сравнение лесотундровой микобиоты с соседствующими с севера – тундровыми (на примере южно-гипоарктических тундр), и с юга – (северо-) таежными вариантами дало интересный результат. Как было нами показано (Ширяев, 2014), наиболее богатые тундровые комплексы клавариоидных грибов выявлены в приокеанических секторах: европейских и чукотских (37–32 и 37–29 видов, соответственно), тогда как сибирские – оказываются на треть беднее – 27–25 видов. При этом лесотундровый микокомплекс, в целом, обнаруживает схожую тенденцию, однако чукотский сектор, включающий 39–32 вида грибов, не становится одинаково богатым с европейским аналогом (58–46) (табл.). С другой стороны, европейские северотаежные сектора существенно богаче (73–64 вида) по сравнению с сибирскими (57–53). Чукотский оказывается ближе к европейским (67–53), хотя и уступает им.

Сопоставление видового богатства тундрового и лесотундрового микокомплексов (коэф. Чекановского-Сьеренсена) обнаруживает, что в европейских секторах сходство между сравниваемыми комплексами существенно ниже, чем в чукотских (рис.). Очевидно увеличение данного показателя в восточном направлении, при этом от Фенноскандийского сектора к Восточно-Чукотскому сходство возрастет на треть (с 0,62 до 0,92, соответственно). С другой стороны, сходство между (северо-) таежными и лесотундровыми микокомплексами обнаруживает обратную тенденцию, максимальное сходство выявлено в Фенноскандийском секторе (0,79), а в восточном направлении

показатель снижается до 0,58 в Восточной Чукотке. Сопоставление выявленных результатов подтверждает факт большего сходства европейских лесотундровых микокомплексов (ассоциированных с березовыми, сосново-березовыми и елово-березовыми редколесьями) с таежной микобиотой, тогда как лесотундровые микокомплексы расположенные восточнее Енисея, ассоциированные с лиственнично-кедровостланиковым и лиственничными лесами – ближе к тундровой (рис.).



Сходство видового состава лесотундрового комплекса клавариоидных грибов с аналогичным тундровым (южно-гипоарктическим) и северотаежным
Долготные сектора: ФС – Фенноскандия, КП – Канино-Печора, УР – Урал, ЯГ – Ямало-Гыдан, ТА – Таймыр, АО – Анабар-Оленекский, ЯК – Яно-Колымский, ЧЗ – Чукотка западная, ЧВ – Чукотка восточная

В последнее десятилетие в высоких широтах Фенноскандии впервые выявлено немало типично лесных видов, широко распространенных в лесах Европы. Пока трудно установить, подобные находки – это результат наших недостаточных знаний о распространении грибов или же реакция микобиоты на потепление климата в высоких широтах и происходящее «позеленение Арктики» (Walker et al., 2012)? В Сибири потепление и расширение площадей кустарников на плакорах распространено не меньше по сравнению с Европой (Herzschuh et al., 2016), однако увеличение числа видов клавариоидных грибов в этом регионе нами пока не установлено. Здесь все также преобладают виды-убиквисты и арко-альпийцы.

Несомненно, накопившиеся данные актуализировали изучение связи клавариоидных грибов (и всей микобиоты) с факторами детерминирующими их разнообразие в высоких широтах, такими как, богатство и структура флоры, температура и влажность, pH почвы и наличие вечной мерзлоты, существование инвазивных видов и др. Несомненно, отдельный интерес представляет ответ на вопрос – сохранятся ли полученные результаты при изучении проблемы в различных масштабах?

Исследование выполнено при поддержке РФФИ (проект № 18-05-00398).

Литература

- Ширяев А. Г. Клавариоидные грибы Урала: Дис. канд. биол. наук. СПб, 2006. 209 с.
Ширяев А. Г. Пространственная дифференциация биоты клавариоидных грибов России: эколого-географический аспект: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 2014. 304 с.
Ermakov N., Bohn U. Draft legend for Eurasian boreal vegetation as a part of the overall legend of CBVM higher units of classification and units of forest vegetation, subarctic open woodlands, and partly of subalpine vegetation. In: Talbot SS (ed), Papers from the CAFF Flora Group (CFG) and Circumboreal Vegetation Map (CBVM) Workshops: 2009-2010. Narayana Press, Akureyri, 2011. P. 22–31.
Herzschuh U., Birks H. J. B., Laepple T., Andreev A., Melles M., Brigham-Grette J. Glacial legacies on interglacial vegetation at the Pliocene-Pleistocene transition in NE Asia // Nature Communications. 2016. Vol. 7. P. 11967.

Walker D. A., Reynolds M., Daniels F., Einarsson E., Elvebakk A., Gould W., Katenin A., Kholod S., Marcon C., Melnikov E., Moskalenko N., Talbot S., Yurtsev B. The Circumpolar Arctic vegetation map // Journal of Vegetation Science. 2005. Vol. 16(3). P. 267–282.

Walker D. A., Epstein H. E., Reynolds M. K., Kuss P., Kopecky M. A., Frost G. V., Daniels F., Leibman M. O., Moskalenko N. G., Matyshak G. V., Khitun O. V., Khomutov A. V., Forbes B. C., Bhatt U. S., Kade A. N., Vonlanthen C. M., Tichý L. Environment, vegetation and greenness (NDVI) along the North America and Eurasia Arctic transect // Environmental Research Letters. 2012. Vol. 7. P. 1–17.

МОНИТОРИНГ АГАРИКОИДНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ В ЕЛЬНИКЕ КИСЛИЧНОМ (ПЕРМСКИЙ КРАЙ, ПОДЗОНА ЮЖНОЙ ТАЙГИ)

Шишигин А. С.¹, Переведенцева Л. Г.¹, Боталов В. С.²

¹ Пермский государственный национальный исследовательский университет,
perevperm@mail.ru

² Пермский государственный аграрно-технологический университет
им. академика Д. Н. Прянишникова

Еловые леса являются коренными сообществами центральной части Пермского края, климатическими экосистемами, характеризующимися структурной и функциональной устойчивостью (Овеснов, 2000). Агарикоидные базидиомицеты как гетеротрофный компонент, наряду с другими организмами обеспечивают состояние стабильности сообществ, вступая в консортивные отношения с высшими сосудистыми растениями, в особенности, с древесными. Сведения о видовом составе агарикоидных грибов в еловых лесах имеются в работах многих исследователей (Крюкова, 2009; Морозова, 2001; Переведенцева, 1999; Переведенцева, 2006; Фомина, 2001), но данные по многолетним наблюдениям практически отсутствуют. В связи с этим, мы проанализировали результаты наших исследований, проведенных в ельнике кисличном с 1975 по 2012 гг.

Объекты и методы исследования. В Пермском крае (Добрянский район, окрестности ООПТ «Верхняя Кважва») в лесных ценозах проводится мониторинг агарикоидных базидиомицетов стационарным методом. В 1975 г. Л. Г. Переведенцевой (Переведенцева, 1999; 2006) в ельнике кисличном была заложена пробная площадь, размером 50 × 20 м. Сбор грибов проводился в августе-сентябре. Учет видового разнообразия, количества и биомассы плодовых тел грибов осуществлялся один раз в декаду. Первая серия наблюдений была проведена в 1975–1977 гг., вторая – в 1994–1996 гг., третья – в 2010–2012 гг.

Степень сходства или различия по видовому составу грибов и высших растений вычислялась при помощи индексов общности, вычисленных по формуле Жаккара (Грейг-Смит, 1967):

$$J = \frac{c \times 100}{a + b - c},$$

где J – индекс общности, c – число общих видов в двух сравниваемых биоценозах; a , b – число видов грибов в каждом из ценозов.

Доминирующие виды грибов устанавливались по числу базидиом (шт./га) и по их воздушно-сухой биомассе (г/га). Для выявления доминирующих видов грибов по биомассе и числу базидиом использовался индекс доминирования Бохуша и Бабоша (Bochus, Babos, 1960):

$$D = a / b \times 100,$$

где D – индекс доминирования, a – число базидиом (или биомасса) грибов данного вида, b – число базидиом (или биомасса), собранных на всей учетной площади. К доминантам отнесены лишь те виды грибов, которые имеют индекс доминирования, равный или более 5, что составляет 5 % или более от общего числа плодовых тел или их биомассы.

Корреляционный анализ осуществлялся с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмена (r_s), так как этот коэффициент не требует проверки распределения на нормальность. Значение коэффициента корреляции r_s от 0,3 до 0,7 при $p < 0,05$ означает среднюю положительную и статистически значимую корреляцию между признаками; $r_s \geq 0,70$ при $p < 0,05$ – сильную положительную; отрицательное значение r_s соответствует обратной корреляции (Трухачева, 2013).

Состав эколого-трофических групп грибов и их соотношение в изучаемых ценозах определялись по шкале, предложенной А. Е. Коваленко (1980). Список видов агарикоидных грибов составлен по системе, принятой М. Мозером (Moser, 1983) с некоторыми дополнениями, так как первые списки видов грибов, выявленных в 1975 г., были составлены в соответствии с этой системой.

Ельник кисличный расположен на равнинной местности, коренное сообщество, возраст которого около 135 лет. Состав леса 5Е2П2Лп1Б. Сомкнутость крон 0,6. Подрост состоит из *Picea obovata* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb., *Tilia cordata* Mill. и *Betula pendula* Roth. Кустарниковый ярус образован такими видами как *Sorbus aucuparia* L., *Lonicera xylosteum* L., *Padus avium* Mill. Проективное покрытие кустарничково-травяного яруса составляет 70–80 %, где доминирует *Oxalis acetosella* L., *Dryopteris carthusiana* Vill., *Gymnocarpium dryopteris* L. Зеленые мхи растут около стволов деревьев, а на стволах встречаются лишайники. Валежника много. Сравнивая видовой состав высших сосудистых растений по периодам наблюдений, отметим, что он изменялся незначительно. Индексы общности колебались от 68 до 77.

Результаты исследования. За все время исследования в ельнике кисличном обнаружено 214 видов и внутривидовых таксонов агарикоидных базидиомицетов, относящихся к 57 родам, 15 семействам и 4 порядкам (таблица).

Таксономическая структура агарикоидных базидиомицетов ельника кисличного

Семейство (кол-во родов/кол-во видов)	Роды (с указанием количества видов и внутривидовых таксонов)
<i>Agaricaceae</i> (4/14)	<i>Agaricus</i> (3), <i>Cystoderma</i> (4), <i>Cystolepiota</i> (1), <i>Lepiota</i> (6)
<i>Amanitaceae</i> (1/7)	<i>Amanita</i> (7)
<i>Bolbitiaceae</i> (1/1)	<i>Pholiotina</i> (1)
<i>Boletaceae</i> (5/9)	<i>Boletus</i> (1), <i>Chalciporus</i> (1), <i>Leccinum</i> (3), <i>Tylopilus</i> (1), <i>Xerocomus</i> (3)
<i>Coprinaceae</i> (2/5)	<i>Coprinus</i> (2), <i>Psathyrella</i> (3)
<i>Cortinariaceae</i> (5/37)	<i>Cortinarius</i> (21), <i>Galerina</i> (6), <i>Gymnopilus</i> (1), <i>Hebeloma</i> (4), <i>Inocybe</i> (5)
<i>Crepidotaceae</i> (2/4)	<i>Crepidotus</i> (3), <i>Simocybe</i> (1)
<i>Entolomataceae</i> (2/7)	<i>Clitopilus</i> (1), <i>Entoloma</i> (6)
<i>Hygrophoraceae</i> (1/1)	<i>Hygrophoropsis</i> (1)
<i>Paxillaceae</i> (1/1)	<i>Paxillus</i> (1)
<i>Pluteaceae</i> (1/8)	<i>Pluteus</i> (8)
<i>Polyporaceae</i> (2/4)	<i>Pleurotus</i> (2), <i>Polyporus</i> (2)
<i>Russulaceae</i> (2/25)	<i>Lactarius</i> (10), <i>Russula</i> (15)
<i>Strophariaceae</i> (6/14)	<i>Hypholoma</i> (3), <i>Kuehneromyces</i> (2), <i>Phaeomarasmius</i> (1), <i>Pholiota</i> (6), <i>Psilocybe</i> (1), <i>Tubaria</i> (1)
<i>Tricholomataceae</i> (22/77)	<i>Armillaria</i> (1), <i>Baeospora</i> (1), <i>Clitocybe</i> (9), <i>Collybia</i> (9), <i>Gerronema</i> (1), <i>Hemimycena</i> (1), <i>Laccaria</i> (1), <i>Lepista</i> (1), <i>Lyophyllum</i> (1), <i>Macrocystidia</i> (1), <i>Marasmius</i> (7), <i>Melanoleuca</i> (2), <i>Micromphale</i> (1), <i>Mycena</i> (29), <i>Omphalina</i> (1), <i>Oudemansiella</i> (1), <i>Rickenella</i> (1), <i>Ripartites</i> (1), <i>Strobilurus</i> (1), <i>Tephrocybe</i> (2), <i>Tricholoma</i> (2), <i>Xeromphalina</i> (3)
Итого	214

Ведущими семействами по числу видов являлись: *Tricholomataceae* (77 видов или 36 % от общего количества видов), *Cortinariaceae* (37 видов или 17 %), *Russulaceae* (25 видов или 12 %), что является типичным для всей лесной зоны Голарктики. Наиболее крупными родами в ельнике кисличном были: *Mycena* (29 видов), *Cortinarius* (21), *Russula* (15), *Lactarius* (10), что характерно для подзоны южной тайги. Сходство видового состава грибов разных периодов довольно высокое, индексы общности были следующие: $J_{I-II} = 46$, $J_{II-III} = 47$, $J_{I-III} = 47$.

Все обнаруженные виды грибов относились к 7 эколого-трофическим группам: микоризообразователи, ксилотрофы, подстилочные и гумусовые сапротрофы, бриотрофы, микотрофы и герботрофы. Наиболее многочисленны микоризообразователи (79 видов или 37 % от общего видового разнообразия грибов), что характерно для лесных ценозов. Преимущественно, это были представители сем. *Russulaceae* и *Cortinariaceae*. В I период исследований было отмечено 53 вида грибов (39 % от общего числа видов, отмеченных за период). Во II период наблюдается уменьшение видового состава микоризных грибов (32 вида или 23 %), а в III период их разнообразие вновь возрастает до 58 видов (43 %). То есть, видовое разнообразие микоризных грибов и процентное соотношение по периодам наблюдений варьировало, их видовой состав несколько изменялся ($J_{I-II} = 39$, $J_{II-III} = 42$, $J_{I-III} = 46$).

Второе место по видовому разнообразию занимает группа ксилотрофов, составляющая 28 % (60 видов) от общего видового разнообразия. Наибольшее число ксилотрофов было в родах: *Galerina*, *Pluteus*, *Mycena*. В I период исследований нами было найдено 39 видов (29 % от общего количества обнаруженных в период), во II период было отмечено 45 видов (33 %), в III период – 30 видов (22 %). Следовательно, видовой состав ксилотрофов и их процентное соотношение к III периоду уменьшилось. Видовой состав ксилотрофов так же, как и микоризных грибов, в течение трех периодов подвергался преобразованию ($J_{I-II} = 50$, $J_{II-III} = 44$, $J_{I-III} = 38$).

Подстилочных сапротрофов обнаружено 57 видов (27 % от общего видового разнообразия грибов). Их видовой состав в течение трех периодов оставался относительно стабильным ($J_{I-II} = 56$, $J_{II-III} = 56$, $J_{I-III} = 59$). Число видов подстилочных сапротрофов и их доля в составе микобиот трех периодов наблюдений практически не изменялась.

Гумусовых сапротрофов было отмечено 11 видов (5 % от общего числа видов). Столь низкое видовое разнообразие связано с тем, что гумусовый слой почвы плохо развит. Их видовой состав в течение трех периодов значительно варьировал ($J_{I-II} = 27$, $J_{II-III} = 18$, $J_{I-III} = 67$).

Бриотрофы немногочисленны (4 вида), так как моховой покров слабо развит. Микотрофы (2 вида) встречались на плодовых телах сыроежек и млечников. К герботрофам относилась *Mycena pterigena* (Fr.) P. Kumm., обнаруженная на отмирающих вайях папоротников.

За время исследований нами обнаружено 28 видов грибов, доминирующих либо по биомассе, либо по числу базидиом. Число доминантов по периодам исследования варьировало от 12 до 20 видов (по биомассе: 5–12 видов; по числу базидиом: 8–12 видов). Видовой состав доминантов по числу базидиом меняется по периодам наблюдений в меньшей степени ($J_{I-II} = 50$, $J_{II-III} = 31$, $J_{I-III} = 33$), чем видовой состав доминантов по биомассе ($J_{I-II} = 17$, $J_{II-III} = 0$, $J_{I-III} = 13$). Доминирующие виды грибов относились к трем эколого-трофическим группам: микоризообразователи, подстилочные сапротрофы и ксилотрофы. Большинство доминантов относилось к микоризным грибам.

Ежегодные распределения «урожаев» грибов отражают особенности погодных условий и существенно различаются по годам наблюдений. Так, наибольшая биомасса грибов наблюдалась в 1977 г., 1996 г., и 2012 г., а наибольшее число базидиом было отмечено в 1977 г. и 1996 г. Меньше всего грибов было в засушливом 2010 г.

Корреляционный анализ зависимости некоторых характеристик микобиоты от основных метеорологических показателей июля и августа (средняя месячная температура воздуха, сумма осадков за месяц, сумма осадков по декадам августа), показал корреляционную зависимость средней силы. В качестве характеристик микобиоты использовались: общее число видов грибов в ценозе, число базидиом и их суммарная воздушно-сухая биомасса, число базидиом ведущих эколого-трофических групп грибов, а также число видов-доминантов и данные об их «урожайности» по декадам августа. Для изучаемого ценоза отмечены лишь средние положительные и отрицательные корреляции. При повышении количества осадков в I декаду августа выявлено увеличение числа базидиом микоризных грибов ($r_s = 0,59$). При повышении средней месячной температуры воздуха в августе прослеживается сокращение числа всех базидиом ($r_s = -0,58$). Выявленные корреляции свидетельствуют о небольшой зависимости этих характеристик микобиоты от количества осадков в первую декаду августа и средней температуры августа.

Таким образом, в ельнике кисличном за все время исследования выявлено 214 видов и внутривидовых таксонов агарикоидных грибов, относящихся к 57 родам, 15 семействам и 4 порядкам. Ведущими по числу видов являются сем. *Tricholomataceae*, *Cortinariaceae* и *Russulaceae*, что характерно для бореальной зоны. Видовой состав грибов с течением времени меняется в большей степени ($J = 46–47$), чем видовой состав высших сосудистых растений ($J = 68–77$). Агарикоидные базидиомицеты ельника кисличника относятся к 7 эколого-трофическим группам. Из них наиболее многочисленны микоризные грибы. Видовой состав доминирующих видов грибов варьировал как по числу базидиом ($J = 31–50$), так и по их биомассе ($J = 0–13$). Наибольшая биомасса базидиом зафиксирована в 1977, 1996 и 2012 гг., а максимальное их число – в 1977 и 1996 гг. Сильных статистически значимых корреляций сравниваемых характеристик микобиоты с основными метеорологическими показателями июля и августа для ельника кисличного не было выявлено, отмечены только средние положительные и средние отрицательные корреляции.

Литература

- Грейг-Смит П. Количественная экология растений. Перев. с англ. М.: Изд-во Мир, 1967. 359 с.
- Коваленко А. Е. Экологический обзор грибов из порядков Polyporales, s. str., Boletales, Agaricales s. str., Russulales, в горных лесах центральной части Северо-Западного Кавказа // Микология и фитопатология. 1980. Т. 14. Вып. 4. С. 300–314.
- Крючкова О. Е. Материалы к изучению макромицетов темнохвойных лесов западного саяна (Хребет Араданский) // Хвойные бореальной зоны. 2009. Т. 27. № 1. С. 117–119.
- Морозова О. В. Агарикоидные базидиомицеты подзоны южной тайги Ленинградской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 2001. 27 с.
- Овеснов С. А. Ботанико-географическое районирование Пермской области // Вестн. Перм. ун-та. 2000. Вып. 2. Биология. С. 13–21.
- Переведенцева Л. Г. Биота, и экология агарикоидных базидиомицетов Пермской области: автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: Наука, 1999. 48 с.
- Переведенцева Л. Г. Мониторинг изменений биоты агарикоидных базидиомицетов в ельнике кисличном // Грибы и водоросли в биоценозах: матер. междунар. конф., посвященной 75-летию биологического фак-та МГУ им. М. В. Ломоносова (31 января – 3 февраля 2006 г., г. Москва). М.: МАКС Пресс, 2006. С. 118–119.
- Трухачева Н. В. Математическая статистика в медико-биологических исследованиях с применением пакета Statistica. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2013. 384 с.
- Фомина Е. А. Эктомикоризные грибы еловых лесов Карельского перешейка (Ленинградская область). Видовое разнообразие // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35. Вып. 1. С. 43–51.
- Bochus G., Babos M. Coenology of terricolous macroscopic fungi of deciduous forests. Contributions to our knowledge of their behavior in Hungary // Bot. Jahrb. System. Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. 1960. B. 80. № 1. S. 1–100.
- Moser M. Die Rohrlinge und Blätterpilze (Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales) // Kleine Kryptogamenflora. Bd. 2b. 2. Stuttgart, New York. 1983. 533 s.

СОВМЕСТНОЕ ПОРАЖЕНИЕ МИКРОМИЦЕТАМИ *SPHAEROPSIS SAPINEA* (FR.) DYKO & B. SUTTON И *PHOMOPSIS VELATA* (SACC.) TRAVERSO ПОБЕГОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (*PINUS SYLVESTRIS* L.) В МОЛОДЫХ КУЛЬТУРАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ

Шишкина Анастасия А.¹, Шишкина Анна А.²

Российский центр защиты леса, ¹frbg@mail.ru, ²shishkinaanna@rcfh.ru

Летом 2017 года во многих лесничествах Центральной России обнаружилось массовое поражение побегов в лесных культурах сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Основными симптомами стали усыхание и деформация вершинных и боковых ветвей текущего года по всей кроне (рис. 1). Географический охват поражения весьма обширен: признаки болезни зафиксированы в Московской, Владимирской, Нижегородской, Рязанской, Липецкой и Самарской областях, Республиках Чувашия и Марий Эл. В одной только Московской области общая площадь пораженных культур I класса возраста достигла к концу 2017 года 1753,2 га. Встречаемость больных растений на этих участках составляла от 60 до 90 %, степень поражения кроны – 20–30 %, в редких случаях – до 100 % (у двухлетних культур). Доля деревьев с усыханием верхушечного побега – от 47 до 75 %. Таким образом, в 2017 году болезнь приняла характер эпифитотии. Подобные случаи столь массового усыхания побегов в сосновых культурах в изучаемом районе ранее не фиксировались.

Целью настоящего исследования являлось выявление комплекса дендротрофных грибов, участвующих в поражении культур сосны, и изучение особенностей заселения ими усыхающих и усохших побегов. Объекты – образцы пораженных ветвей, отобранные на 59 участках в несомкнувшихся культурах сосны I класса возраста на территории 16-ти лесничеств Московской, Владимирской, Липецкой областей и Республики Чувашия.

Методика. Образцы отбирались в августе-ноябре 2017 года. Пораженные фрагменты побегов при отсутствии спороношений закладывались во влажные камеры. Микроскопирование образовавшихся грибных структур проводилось на 3–4 сутки. Диагностика видов возбудителей осуществлялась с использованием отечественной и зарубежной определительной литературы.

Часть образцов с идентифицированными видами патогенных грибов была передана сотрудникам отдела мониторинга состояния лесных генетических ресурсов ФБУ «Рослесозащита» для подтверждения результатов методом ДНК-анализа.

Встречаемость спороношений грибов в каждом образце оценивалась по следующим категориям:

- массово (обильные спороношения на преобладающем количестве побегов в образце),
- обычно (спороношения расположены локально, часто приурочены к некрозам, встречены на многих побегах),
- редко (спороношения отмечены в образце несколько раз),
- единично (спороношения отмечены один раз).

Результаты. На большинстве усыхающих и усохших ветвей отмечены некротические участки вытянутой формы длиной до 1,5–2,0 см с выступающими капельками смолы. Спороношения грибов – черные округлые пикниды, выступающие из разрывов коры, – наблюдаются в области некрозов или сплошь покрывают усохшие концы побегов. Усохшая хвоя, сохранившаяся на пораженных ветвях, пепельно-серого цвета, на ней обильные черные погруженные пикниды. Список видов дендротрофных микромицетов, выявленных при диагностике образцов, приведен в табл.

Комплекс грибов, развивающихся на пораженных побегах, включает девять видов, из которых четыре являются сапротрофами (*Alternaria* sp. Nees, *Discosia* sp. Lib., *Fusarium* sp. Link, *Sphaeronaema piliferum* Sacc.), и пять – патогенами, способными вызывать некроз побегов. Среди них массовыми являются грибы *Sphaeropsis sapinea* (Fr.) Dyko & B. Sutton (возбудитель сферопсисового некроза, или диплодиоза) и *Phomopsis velata* (Sacc.) Traverso (возбудитель фомопсисового некроза, или склерофомоза). Встречаемость других видов грибов, вызывающих некроз (*Phoma* sp. Sacc., *Phomopsis occulta* Traverso, *Zythia resinae* (Ehrenb.) P. Karst.), существенно ниже, что свидетельствует об их незначительной роли в массовом усыхании побегов. Следует отметить, что в рассматриваемых образцах не было обнаружено видов *Gremmeniella abietina* (Lagerb.) M. Morelet.) и *Cenangium ferruginosum* Fr., широко известных возбудителей усыхания побегов сосны.

Дендротрофные грибы на пораженных побегах сосны

Вид	Возраст культур сосны, лет	Заселяемый субстрат	Вызываемая болезнь	Регион			
				Московская область	Владимирская область	Липецкая область	Республика Чувашия
<i>Alternaria</i> sp.	2–12	на усохших побегах, в области некрозов	– (сапротроф)	++	++	–	++
<i>Cytospora pinastri</i> [= <i>Valsa abietis</i>]	2	у основания усохших хвоинок	побурение хвон	+	–	–	–
<i>Discosia</i> sp.	3	на усохших побегах	– (сапротроф)	1	–	–	–
<i>Fusarium</i> sp.	4–12	на усохших побегах	– (сапротроф)	+	–	–	–
<i>Lophodermium seditiosum</i>	2	на усохшей хвое	шютте	+	–	–	+
<i>Lophodermium conigenum</i>	2	на усохшей хвое	шютте	+	–	–	–
<i>Phoma</i> sp.	3–8	на усохших концах побегов, в области некрозов, на хвое	некроз побегов и побурение хвой	+	–	–	++
<i>Phomopsis velata</i>	2–7	на усыхающих побегах – в области некрозов, на полностью усохших побегах – по всей длине; на старой усохшей хвое	некроз побегов и побурение хвой	+++	–	+++	+++
<i>Phomopsis occulta</i>	3–6	на усохших побегах	некроз побегов	+	–	–	–
<i>Zythia resinae</i> [= <i>Sarea resinae</i>]	4–6	на усохших побегах, в районе некрозов	некроз побегов	+	–	–	–
<i>Sphaeronaema piliferum</i>	4–5	на усохших побегах	– (сапротроф)	+	–	+	–
<i>Sphaeropsis sapinea</i>	2–12	на усохших и усыхающих побегах, старой усохшей хвое	некроз побегов и побурение хвой	+++	+++	+++	+++
<i>Sclerophoma pithyophila</i> [= <i>Sydowia polyspora</i>]	3	на усохшей хвое	побурение хвой	+	–	–	–
<i>Truncatella hartigii</i>	3–4	на усохшей хвое	побурение хвой	+	–	–	–

Встречаемость в образцах: 1 – единично, + – редко; ++ – обычно; +++ – массово.

На хвое обнаружено восемь видов грибов, являющихся возбудителями побурения хвои и болезней типа шютте. Обильные спороношения, отмечаемые на усохшей хвое, принадлежали главным образом грибу *Ph. velata* и, в более редких случаях, *S. sapinea*. Другие виды на хвое – *Cytospora pinastri* Fr., *Sclerophoma pithyophila* (Corda) Luc и *Truncatella hartigii* (Tubeuft) Steyaert – возбудители побурения хвои, имели редкую встречаемость. В культурах сосны 2015 года посадки обнаружены характерные спороношения (апотеции) грибов-возбудителей обыкновенного шютте: *Lophodermium seditiosum* Minter, Staley & Millar и *L. conigenum* (Brunaud) Hilitzer. Выявленные виды грибов на хвое при благоприятных условиях могут вызывать дополнительное ослабление сосны.

Представляет интерес выяснение роли грибов *S. sapinea* и *Ph. velata* в усыхании побегов сосны. Согласно литературным данным, оба вида при определенных условиях способны вызывать массовое усыхание побегов в молодых культурах сосны. Так, с 80-х годов прошлого века диплоидный некроз вызвал значительное поражение сосны во многих странах Европы, в США и Австралии (Sinclair, 1993). На территории бывшего СССР отмечался на Черноморском побережье Кавказа (в 1959 г.), на Украине (1980 г.), в Грузии (1971 г.) и Казахстане (1992 г.). Серьезное распространение болезни отмечалось с 2009 г. в молодых культурах сосны обыкновенной в Беларуси. В связи с массовым поражением молодняков гриб *S. sapinea* был признан основным возбудителем усыхания побегов сосны в Республике (Азовская, 2015; Ярмолович, 2014). Сведения о распространении диплоидоза в средней полосе европейской части России очень малочисленны. До настоящего времени сообщалось лишь о единичных находках *S. sapinea* в посадках сосны в районе исследования (Соколова, 2009; Уманов, 2009).

Склерофомоз сосны известен в Великобритании, Германии, Чехии, Польше, Беларуси, Казахстане. В нашей стране массовое поражение болезнью молодых культур было зарегистрировано в Оренбургской (Соколова, 1984) и в Ленинградской областях (Стенина, 1995). Согласно литературным данным, в культурах сосны до 5-6-летнего возраста болезнь способна приводить к искривлению побегов, образованию многовершинности (в случае усыхания главного побега), а при повторяющихся эпифитотиях – к заметному ослаблению деревьев.



Рис. 1. Общий вид пораженных культур сосны

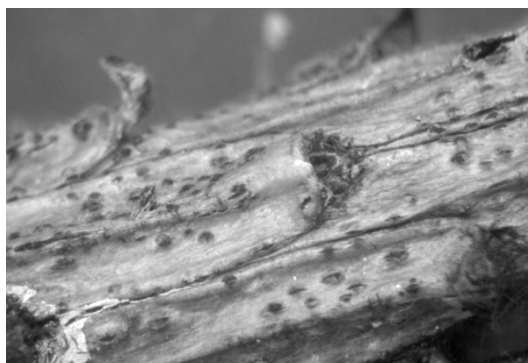


Рис. 2. Спороношения *S. sapinea* на пораженном побеге сосны



Рис. 3. Спороношения *Ph. velata*, приуроченные к некрозу на пораженном в текущем году побеге



Рис. 4. Спороношения *Ph. velata*, на усохшем в прошлом году побеге

Следует отметить, что по литературным данным в качестве основного возбудителя массового усыхания побегов сосны из этих двух патогенов обычно выступает только один вид – *S. sapinea* или *Ph. velata*. Однако анализ образцов показал, что в наблюдаемой в 2017 году эпифитотии оба вида принимали участие в равной мере. Доля побегов с наличием спороношений *S. sapinea* состав-

ляла 58 %, *Ph. velata* – 45 %. В большинстве случаев на одном побеге отмечались спороношения только одного из двух патогенов. Совместное поражение одной ветви обоими видами зафиксировано на 7 % побегов. Отмечено различие в характере расположения спороношений этих грибов на побегах. Пикниды *S. sapinea*, как правило, равномерно покрывали весь пораженный побег, имеющий характерный желто-соломенный цвет (рис. 2). Такое расположение спороношений гриба отмечено на 89 % ветвей с наличием патогена. В остальных случаях пикниды наблюдались только в области некрозов. Спороношения гриба *Ph. velata* на усыхающих побегах были приурочены к некрозам (рис. 3), их сплошное расположение наблюдалось только на старых усохших ветвях, имеющих характерную пепельно-серую окраску (рис. 4). При совместном развитии грибов на одном побеге пикниды *S. sapinea* располагались равномерно по всему побегу, у *Ph. velata* они были приурочены к некрозам.

Таким образом, по результатам анализа образцов установлено, что грибы *S. sapinea* и *Ph. velata* имеют массовое распространение и одинаковую встречаемость на пораженных ветвях. Роль каждого из этих видов в усыхании побегов сосны в регионах распространения эпифитотии требует дополнительных исследований.

Литература

Азовская Н. О., Ярмолович В. А., Баранов О. Ю. *Sphaeropsis sapinea* как основной возбудитель усыхания побегов *Pinus sylvestris* L. в Беларуси // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы IX Междунар. конф. Минск, 2015. С. 17–20.

Соколова Э. С. Экология склерофомоза в культурах сосны // Лесоведение. 1984. № 4. С. 82–86.

Соколова Э. С., Мозолевская Е. Г., Галасьева Т. В. Инфекционные болезни деревьев и кустарников в насаждениях Москвы: монография. М.: ГОУ ВПО МГУЛ, 2009. 130 с.

Стенина Н. П., Семакова Т. А. Склерофомоз сосны // Защита растений в условиях реформирования агропромышленного комплекса: экономика, эффективность, экологичность: Тез. докл. Всерос. съезда по защите растений. СПб., 1995. С. 90.

Уманов Р. А. Диплодиевый некроз сосны // Лесной вестник. 2009. № 5. С. 164–165.

Ярмолович В. А., Азовская Н. О. Инфекционное усыхание побегов *Pinus sylvestris* L. в насаждениях Беларуси // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 4. М.; Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2014. С. 133–143.

Sinclair W. A., Lyon H. H., Johnson W. T. Diseases of trees and shrubs. Ithaca and London: Comstock publishing associates, a division of Cornell University press, 1993. 660 p.

РАЗВИТИЕ ЛИШАЙНИКОВ НА РЕКУЛЬТИВИРОВАННЫХ НЕФТЕШЛАМОВЫХ АМБАРАХ (ХМАО-ЮГРА)

Шишконокова Е. А.¹, Толпышева Т. Ю.²

¹ Почвенный институт им. В. В. Докучаева, 3005k@mail.ru

² Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, tolpysheva@mail.ru

В 2013, 2015, 2016 гг. нами было обследовано 60 рекультивированных нефтешламовых амбаров на территории ХМАО-Югры, главным образом в центральной и западной частях округа (месторождения: Ватъеганское, Восточно-Еловое, Восточно-Сургутское, Западно-Сургутское, Ловинское, Мансингъянское, Сыморьяхское, Федоровское, Южно-Покачевское и др.). Согласно ботаническому районированию, обследованные объекты расположены в подзонах северной и средней тайги (Ильина и др., 1985). Эта часть Западно-Сибирской низменности входит в климатическую зону избыточного увлажнения и болотную зону выпуклых олиготрофных болот (Лисс, Березина, 1981).

Успешное восстановление растительности на амбарах является важной природоохранной задачей в данном регионе, так как по-прежнему в округе сохраняются высокие темпы бурения, и, соответственно, растет количество новых амбаров, их объем, а также остаются старые амбары, требующие проведения рекультивационных мероприятий.

Нефтешламовые амбары представляют собой гидроизолированные земляные емкости, находящиеся рядом с кустовыми основаниями, служащие для временного сбора отходов бурения. Углубления, ими заполненные, называются секциями. При большом количестве пробуренных скважин амбар может состоять из нескольких секций, ограниченных насыпными валами-обваловками.

После бурения скважин шламовый амбар подвергается рекультивации. При рекультивации происходит откачка жидкой фазы с последующей засыпкой секции или (при применении технологии лесной рекультивации) оставление амбара открытым с подсадкой растений для дальнейшего самозаращания. Серьезными лимитирующими факторами, существенно замедляющими восстановление растительности на рекультивированных секциях, являются суровые климатические условия округа, неблагоприятные физико-химические свойства грунтов (особенно песчаных), используемых при рекультивации, неудачная планировка мезорельефа. Даже при проведении успешной биологической рекультивации за счет посева культурных трав, высадки саженцев сосны или посадочного материала ив, нередко восстановление растительности на амбарах происходит медленно и крайне неравномерно.

Растительность, поселяющаяся на секциях амбаров, представляет собой группировки из видов местной флоры, характерных для прилегающих ландшафтов, заносных, чаще всего рудеральных видов, небольшую долю могут составлять галофиты, культурные растения и пр. Согласно Седых (2005), на шламовых амбарах после рекультивации идет формирование разнообразных лесных сообществ.

Лишайники являются одним из важных элементов нативной флоры ХМАО-Югры. В то же время пока нет работ, посвященных лишайникам техногенно преобразованных местообитаний месторождений.

В ходе наших работ изучались видовой состав и особенности поселения эпигейных и эпифитных лишайников в секциях, рекультивированных в период с 1990 по 2013 гг. Всего на амбарах найден 51 вид лишайников: 29 видов эпигейных и 22 вида эпифитных. Среди эпигейных лишайников преобладают виды р. *Cladonia* (сем. Cladoniaceae), а среди эпифитных – представители сем. Parmeliaceae (10 родов, 16 видов) (табл.).

Таксономическая структура лишайнобиоты

Порядок	Семейство	Род	Число видов
Lecanorales	Peltigeraceae	<i>Peltigera</i>	1
	Lecanoraceae	<i>Lecanora</i>	2
	Cladoniaceae	<i>Cladonia</i>	27
	Stereocaulaceae	<i>Stereocaulon</i>	1
	Parmeliaceae	<i>Bryoria</i>	5
		<i>Cetraria</i>	1
		<i>Evernia</i>	1
		<i>Hypogymnia</i>	2
		<i>Melanohalea</i>	1
		<i>Parmelia</i>	1
		<i>Parmeliopsis</i>	1
		<i>Tuckermannopsis</i>	1
		<i>Usnea</i>	2
		<i>Vulpicida</i>	1
	Ramalinaceae	<i>Bacidia</i>	1
		<i>Cliostomum</i>	1
	Physciaceae	<i>Rinodina</i>	1
	Teloschistaceae	<i>Caloplaca</i>	1

Значительная часть исследованных амбаров, где были зарегистрированы лишайники, расположена на месте олиготрофных грядово-мочажинных комплексных болот. Меньшую часть составляют амбары, сооруженные на месте лесных участков. Представители семейств Cladoniaceae и Parmeliaceae – характерны для олиготрофных болот, но часто встречаются и в лесах. В частности, виды р. *Cladonia* широко распространены в исследуемом районе. Большинство из них способны расти на различных субстратах, как под пологом леса, так и в открытых местообитаниях на олиготрофных болотах, в том числе на нарушенных участках на песчаной почве и торфе. Развитие на амбарах *Peltigera didactyla* (сем. Peltigeraceae) объясняется способностью этого вида, в отличие от многих других видов р. *Peltigera*, расти в антропогенно преобразованных местообитаниях. *Stereocaulon paschale* (сем. Stereocaulaceae) на амбарах встречается очень редко. В исследуемом районе произрастает в светлых лесах.

Появление и развитие эпигейных лишайников во многом обусловлено технологией рекультивации, составом применяемого субстрата, его влажностью, приуроченностью местообитания к тому или иному конструктивному элементу амбара, расположением по отношению к кустовому основанию, близостью к нативным участкам, особенностями техногенного мезо- и микрорельефа, сроком, прошедшим с момента окончания восстановительных мероприятий, а также окружающим ландшафтом.

Так, на амбарах, рекультивированных по технологии лесной рекультивации, успешно применяемой в округе, эпигейные лишайники обычно приурочены к обваловкам и перемышкам (иногда оторфованным), в ряде случаев к микроповышениям на днищах секций (нередко частично или полностью обводненным). Нами отмечены пятна лишайников, таких как *C. deformis*, *C. chlorophaea*, *C. fimbriata*, *C. carneola*, на отдельных микроповышениях, образовавшихся на днище секции 12-летнего возраста, характеризующейся переменным увлажнением. Поселение лишайников на оторфованных склонах происходит быстрее; лишайников на песчаных склонах обваловок нами не обнаружено. Лишайники реже отмечаются в полосах, непосредственно примыкающих к действующим кустовым основаниям, так как эти участки нередко подвержены механическому разрушению, а в отдаленных от кустовых оснований частях амбаров покрытие лишайников обычно возрастает. Эпигейные лишайники избегают избыточно увлажненных секций рекультивированных амбаров; на умеренно увлажненных секциях с достаточным количеством питательных элементов они занимают отдельные микроповышения и сухие обваловки, где у них не так много конкурентов, а в более влажных местообитаниях лишайники вытесняются травами и мхами. Сравнительно быстро расселяются лишайники на оторфованных сегментах, что может быть связано как с более благоприятными физико-химическими свойствами данного субстрата. Активны эпигейные лишайники на выровненных супесчаных аренах, в то время как на высоких песчаных насыпях с подвижным перевевающимся песком они не закрепляются даже несмотря на длительный период, прошедший после завершения технической рекультивации. В таких условиях появление лишайников (впрочем, как и других растений) не отмечено или существенно замедленно. Например, эпигейные виды не были обнаружены на некоторых обследованных амбарах с высокими песчаными насыпями, рекультивированных в 1998-99 гг. При более благоприятных условиях, создающихся внутри перекрытых песком секций на амбарах того же года рекультивации, проективное покрытие лишайников составляет 1–2 %. Даже по прошествии 27 лет после рекультивации проективное покрытие чаще остается в пределах 1–5 %, в то время как моховой покров развивается более динамично. Лишайники в относительном обилии (с проективным покрытием 10–20 %) были зарегистрированы редко – на рекультивированных в 1990 и 1993 годах преимущественно песком амбарах (первый расположен на левобережье р. Мулымья в массиве вторичного мелколиственного леса, второй – в междуречье рек Мулымья и Тульмоз в массиве хвойно-мелколиственного леса). В обоих случаях на секциях сформировался молодой сосновый с березой лес, характеризующийся значительной сомкнутостью древесного яруса, развитыми травяно-кустарничковым и мохово-лишайниковым ярусами.

Поселение и разнообразие эпифитных лишайников определяется видовым составом, возрастом древостоя, сформировавшегося на рекультивированных секциях, его сомкнутостью, близостью к лесным массивам с их более стабильным микроклиматом и возможностью заноса диаспор, особенно с близко растущих деревьев. В разреженных древостоях на сухих песчаных аренах-насыпях, подверженных сильным температурным колебаниям, ветрам, деревья обычно плохо заселяются эпифитами. Большинство видов эпифитных лишайников, часто встречающихся на амбарах, размножаются соредиями, что способствует более быстрой колонизации субстрата. Лишайники, имеющие листоватый таллом, раньше заселяют древесный субстрат, чем лишайники с кустистым или накипным талломом. Среди них пионером заселения является *Hypogymnia physodes*. Подобная способность *H. physodes* первой колонизировать субстрат была отмечена на севере Карелии (Толпышева, Тарасов, 2014).

Важным фактором для поселения лишайников является видовой состав деревьев и кустарников. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*) отмечена практически на всех обследованных нами секциях (кроме амбаров, рекультивированных в последние 2–3 года) и для большинства участков является доминирующей древесной породой. К другим древесным породам, наиболее часто поселяющимся на поверхности рекультивированных секций, относится береза (преимущественно

Betula verrucosa), осина (*Populus tremula*), из хвойных небольшую примесь составляют лиственница сибирская (*Larix sibirica*), кедр (*Pinus sibirica*), реже отмечаются ель сибирская (*Picea obovata*) и пихта сибирская (*Abies sibirica*). На амбарах, окруженных сосняками-беломошниками, доминирует сосна. Как правило, на амбарах не формируется сомкнутый ярус из кустарников, чаще всего они единичны или рассеяны. Обычны различные ивы (*Salix caprea*, *S. cinerea*, *S. dasyclados*, *S. pentandra*, *S. phylicifolia* и др.), на некоторых секциях (прилегающих к богатым по составу плакорным лесам и облесенным поймам рек) разрастаются ольховник (*Duschekia fruticosa*), рябина сибирская (*Sorbus sibirica*), шиповник иглистый (*Rosa acicularis*), малина (*Rubus idaeus*), реже встречается можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis*).

Эпифитные лишайники чаще всего появляются на амбарах с деревьями старше 5-летнего возраста. Для участков с деревьями старше 16–17 летнего возраста характерно довольно высокое разнообразие эпифитов, что приближает сформировавшиеся сообщества к лесам и облесенным болотам района исследования. При значительной сомкнутости древостоя здесь могут встречаться те лесные виды, которые на болота заходят редко, например *Bryoria capillaries*, *B. fuscescens*, *Hypogymnia sunduplicata*. Наибольшее количество эпифитов (17) нами было отмечено на деревьях и кустарниках, растущих в секции на левобережье р. Мулымьи, рекультивированной в 1991 г., непосредственно граничащей с темнохвойным лесом. На момент обследования здесь сформировался лиственнично-сосново-березовый молодой лес с обильным подростом (*Picea obovata*, *Larix sibirica*, *Betula sp.*, отмечены рассеянные экземпляры *Pinus sibirica*, *Abies sibirica*) и кустарниками (не образующими сомкнутого яруса) *Rubus idaeus*, *Salix phylicifolia*.

Однако, важно отметить, что состояние лишайников на некоторых амбарах не всегда стабильно хорошее, в ряде случаев они ослаблены, их жизнеспособность снижена. Например, отдельные сегменты рекультивированных амбаров могут случайно загрязняться при проведении работ по ремонту скважин. На таких участках иногда сохраняются единичные пятна от нефти, шламов или иных токсических компонентов. Лишайники, растущие рядом, сильно угнетены, имеют мелкие поддии, на некоторых из них – черные мазутные пятна. Местами наблюдается угнетение и отмирание эпифитных и эпигейных лишайников даже в тех местах, где рекультивация завершена полностью и нет видимых нарушений. Почернение талломов и/или апотециев отмечено у эпигейных особей таких видов лишайников, как *Cladonia coccifera*, *C. cornuta*, *C. deformis*, *C. gracilis*, *C. mitis*, *C. arbuscula*. У эпифитных видов, например у *Evernia mesomorpha*, *Hypogymnia physodes* наблюдается разрушение корового слоя, участки талломов особей *Melanohalea olivacea* обесцвечены или почерневшие, часть особей *Parmelia sulcata*, *Vulpicida pinastri* инфицирована лихенофильными грибами.

Таким образом, как показали проведенные исследования, роль эпигейных лишайников в зарастании рекультивированных шламовых амбаров незначительна. Заселение рекультивированных поверхностей лишайниками происходит сравнительно медленно. Их появление и активное развитие приурочено к участкам не испытывающим особо неблагоприятных воздействий и довольно динамично зарастающим другими растениями, при этом оторфованные поверхности заселяются лишайниками быстрее. Эпифитные виды активнее распространяются на амбарах, расположенных рядом с лесными участками, а количество видов больше в секциях, где древостой имеет значительную степень сомкнутости крон (не менее 0,6–0,7).

Литература

- Лисс О. Л., Березина Н. А. Болота Западной Сибири. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1981. 204 с.
- Растительный покров Западно-Сибирской равнины / Ильина И. С., Лапшина Е. И., Лавренко Н. Н. и др. Новосибирск: Наука, 1985. 250 с.
- Седых В. Н. Парадоксы в решении экологических проблем Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 2005. 160.
- Толпышева Т. Ю., Тарасов К. Л. Учебное пособие по морским водорослям и лишенизированным грибам (лишайникам). М.: Изд-во Моск. уни-та, 2014. 120 с.

ПУТИ И СКОРОСТЬ БИОГЕННОГО КСИЛОЛИЗА ВАЛЕЖА ЛИСТВЕННИЦЫ В НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ «ВОДЛОЗЕРСКИЙ»

Шорохова Е. В.^{1,2}, Капица Е. А.², Руоколайнен А. В.¹, Ромашкин И. В.¹

¹ Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», annaru@krc.karelia.ru

² Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С. М. Кирова

В настоящее время наименее изученной частью углеродного цикла является эмиссия углерода в связи с разложением крупных древесных остатков (КДО) (Gough et al., 2007; Harmon et al., 2011). Примерно половина общего пула углерода лесов России приходится на лиственничные леса (Исаев и др., 1995; Nilsson et al., 2000). В свою очередь, КДО в лиственничных лесах составляют около 37 % от общего объема валежа в лесах России (Швиденко и др., 2009). В связи с этим возникает необходимость в более подробном изучении процессов разложения КДО лиственницы.

В Республике Карелия лиственница архангельская (*Larix archangelica* Laws.) естественно произрастает в национальном парке «Водлозерский», где вдоль северо-восточного побережья озера Водлозеро проходит западная граница ее ареала. Процессы разложения лиственницы архангельской до сих пор не привлекали внимание исследователей. Для лиственницы сибирской получены лишь несколько фрагментарных оценок (Yatskov et al., 2003). Сходство темпов разложения древесины близких по экологии видов (Weedon et al., 2009) позволяет предположить, что оценки скорости разложения лиственницы архангельской можно использовать при изучении углеродного баланса лиственницы сибирской в сходных природных условиях.

Важнейшими агентами биогенного ксилолиза являются грибы, представленные в большинстве своем ксилотрофными базидиомицетами. Биотрофный, начинающийся в живом дереве, и сапротрофный, начинающийся в дереве после его отмирания, типы ксилолиза отражают две стратегии ксилотрофных грибов, которые оказывают значительное влияние на круговорот биогенных элементов в лесных экосистемах (Schwarze et al., 2000; Стороженко, 2014). В большинстве исследований, посвященных разложению КДО, различия между сапротрофным и биотрофным путями ксилолиза не учитываются в связи с незначительной долей гнили в живых деревьях большинства древесных пород (Harmon et al., 1986; Shorohova, Kapitsa, 2014). Характерной же чертой лиственницы является наличие сердцевинной гнили (Schulze et al., 2012), которая может занимать до 11 % от высоты дерева (Оржак, Ушанова, 2006).

В рамках данного исследования были поставлены следующие задачи: 1) рассчитать константы разложения и скорость потери углерода на основе потери массы для всего ствола и его отдельных фракций (коры и древесины) с учетом фрагментации для биотрофного и сапротрофного путей ксилолиза и 2) выявить видовой состав сообществ базидиальных грибов, ассоциированных с валежом лиственницы архангельской, в зависимости от его давности.

Исследование проведено в НП «Водлозерский» (Пудожский район Республики Карелия, окрестности р. Сухая Водла) в средней подзоне тайги в ельнике черничном с участием лиственницы архангельской (18 % по запасу). Среднегодовая температура составляет +1,7 °С, температура января –12,4 °С, температура июля +16,3 °С, среднегодовое количество осадков – 600–650 мм (Назарова, 2006). Почвы дерново-подзолистые и подзолистые, супесчаные и суглинистые, в некоторых местах глеевые на моренных отложениях.

Было отобрано 38 валежных стволов. Для каждого ствола определяли следующие характеристики: вид отпада (ветровал или бурелом), давность отпада (время, прошедшее с момента отмирания дерева), диаметр на расстоянии 1,3 м от основания ствола и длину ствола.

Давность отпада определяли дендрохронологическими методами по изменению радиального прироста или механическим повреждениям камбиального слоя соседних деревьев (Dynesius, Jonsson, 1991). Объем и тип гнили, а также процент покрытия ствола корой оценивали визуально.

23 живые лиственницы выбраны в случайном порядке и обследованы на предмет наличия и протяженности корневой и/или сердцевинной гнилей бурением на высоте от 0,5 до 6 м с последующим отбором кернов. Для этих модельных деревьев определены диаметр на высоте 1,3 м, высота, возраст, наличие пожарных подсушин.

На основании знаний о биологии видов грибов, типах вызываемой ими сердцевинной гнили и наличии плодовых тел, ксилолиза валежных стволов был отнесен к одному из двух типов –

биотрофному или сапротрофному. Стволы, разлагаемые патогенами, факультативными патогенами и факультативными сапротрофами относили к биотрофному типу ксилолиза, остальные стволы – к сапротрофному типу.

Образцы древесины и коры размером 1–3 см³ были отобраны с каждой из двух секций валежных стволов и с 9-ти контрольных деревьев на высоте от 1 до 6 м с помощью бурава Пресслера и топора.

Удельную массу коры на единицу площади поверхности (m_b , г см⁻²) рассчитывали путем деления абсолютно сухой массы образца (m , г) на площадь его поверхности (s , см²). Общую площадь поверхности коры ствола с учетом ее фрагментации (S_f) рассчитывали умножением общей площади поверхности ствола (S) на процент оставшейся коры (f). Общую массу коры ствола (M_{sb}) рассчитывали умножением общей площади поверхности покрытия коры ствола (Sf) на удельную массу коры (mb). Объемную плотность коры и древесины (ρ , г см⁻³) рассчитывали делением абсолютно сухой массы образца (m , г) на его объем, определяемый методом гигростатического взвешивания (Полубояринов, 1976). Химический анализ образцов коры и древесины проводился в Аналитической лаборатории Института леса ФИЦ КарНЦ РАН.

Константы скорости разложения коры (k_b , year⁻¹), древесины (k_w , year⁻¹) и целого ствола (k_{log} , year⁻¹) по двум типам ксилолиза рассчитывали с использованием экспоненциальной модели (Olson, 1963) на основе потерей массы и объема валежных стволов относительно контрольных живых деревьев с учетом наличия гнилей у последних.

Учет и сбор образцов базидиальных грибов проводили на модельных живых и валежных стволах лиственницы. Идентификация материала выполнена в лабораторных условиях с использованием микроскопов ЛОМО Микмед–6, стандартных реактивов и современных определителей (Bernicchia, 2005; Bernicchia, Gorjón, 2010). Собранные образцы хранятся в гербариях КарНЦ РАН (PTZ) и Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Установлено, что 52 % исследованных живых деревьев были поражены грибами биотрофного комплекса. Распространение гнили начиналось либо от основания ствола, либо с сучков и ветвей. Белая и бурая гнили были найдены в 53 и 47 % случаев, соответственно. Наличие гнили отрицательно коррелировало с диаметром дерева ($R = -0,58$, $p = 0,0037$) и не было связано с высотой дерева ($R = -0,28$, $p = 0,19$). На живых деревьях с сердцевинной гнилью не было обнаружено плодовых тел грибов. Гриб *Porodaedalea laricis*, вызывающий стволовую гниль, был найден на двух деревьях на высоте 10 м.

Всего выявлено 62 вида базидиальных грибов – 61 афиллофоровые и 1 – агариковые из 42 родов, 22 семейств и 10 порядков (Index Fungorum, 2018). Найденные виды составляют 25 % микобиоты НП «Водлозерский», насчитывающей 244 вида афиллофоровых грибов. Большинство найденных видов грибов способны вызывать белую гниль (53 вида или 83 %) и только 9 видов или 15 % – бурую гниль.

Контрольные физические характеристики древесины и коры лиственницы архангельской варьировали в зависимости от части (секции) ствола и его диаметра. Наличие гнили снижало плотность древесины, но не оказывало влияния на физические характеристики коры. Так средняя плотность древесины составила 0,637 г/см³ и 0,484 г/см³ для здоровых и пораженных гнилью деревьев, соответственно. Древесина характеризовалась более высоким содержанием углерода (49,9 %) по сравнению с корой (33,7 %).

Скорость изменения физических характеристик коры возрастала в следующем порядке: потери базисной плотности (0,007 год⁻¹) → удельной массы (0,045 год⁻¹) → общего объема и массы (0,056 год⁻¹) → общей массы (0,072 год⁻¹). Содержание углерода ни в древесине, ни в коре не изменялось в процессе разложения. Древесина разлагалась медленнее коры ($k_w = 0,019$ год⁻¹, $k_b = 0,056$ год⁻¹). Показатели скорости разложения древесины сильно варьировали и экспоненциально снижались в зависимости от давности отмирания с более высокими темпами разложения для биотрофного типа распада по сравнению с сапротрофным типом (k_{ws} для сапротрофного типа = 0,026 год⁻¹, k_{wb} для биотрофного типа = 0,010 год⁻¹). Время разложения, определяемое как 95 % потери массы всего ствола, составило 117 и 300 лет для сапротрофного и биотрофного типов разложения, соответственно.

Таким образом, средняя скорость разложения валежного ствола с учетом фрагментации коры (ее отслаивания от ствола) была выше скорости разложения древесины и ниже скорости разложения коры.

В нашем исследовании живые деревья с наличием сердцевинной и корневой гнилей теряли в среднем 29 % от исходной массы древесины еще при жизни дерева. После падения они первоначально разлагались быстрее, чем деревья, заселенные сапротрофными грибами после отмирания и падения дерева. Это различие, однако, нивелировалось со временем. Таким образом, деятельность дереворазрушающих грибов в живых деревьях оказывает существенное влияние на процесс ксилолиза в последующие несколько десятилетий после отмирания дерева.

Используя средние значения скорости разложения валежных стволов, полученные в нашем исследовании, а также данные по пулу углерода КДО в лиственных лесах России 1762,9 Тг С (Швиденко и др., 2009), мы получили очень грубую оценку годовой эмиссии углерода из разлагающихся валежных стволов лиственницы, которая по нашим данным составляет около 45 Тг С. Таким образом, доля валежа лиственницы в общем годовом дыхании от всех КДО в российских лесах, которая оценивается как 204 Тг С год⁻¹, или 296 Тг С год⁻¹, с учетом послепожарного отпада (Замолотчиков, 2009), может составлять примерно 15–20 %.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса) и при финансовой поддержке РФФИ (грант № 15-14-10023-МКН).

Литература

- Замолотчиков Д. Г. Оценка пула углерода крупных древесных остатков в лесах России с учетом влияния пожаров и рубок. Лесоведение. 2009. № 4. С. 3–15.
- Исаев А. С., Коровин Г. Н., Сухих В. И., Титов С. П., Уткин А. И., Голуб А. А., Замолотчиков Д. Г., Пряхников А. А. Экологические проблемы поглощения углекислого газа посредством лесовосстановления и лесоразведения в России. 1995. М.: Центр экологической политики России. 156 с.
- Ооржак У. С., Ушанова В. М. Изменения в древесине лиственницы сибирской под действием дереворазрушающих базидиомицетов. Хвойные бореальные зоны. 2006. № 3. С. 161–164.
- Полубояринов О. И. Плотность древесины. М.: Лесная промышленность. 1976. 160 с.
- Назарова Л. Е. Изменение основных характеристик климата Карельской части национального парка «Водлозерский». Водлозерские чтения: естественнонаучные и гуманитарные основы природоохранной, научной и просветительской деятельности на охраняемых природных территориях русского Севера. Петрозаводск, 2006. С. 27–30.
- Руоколайнен А. В., Шорохова Е. В., Капица Е. А., Коткова В. М., Ромашкин И. В. Сообщества базидиальных грибов, участвующих в биогенном ксилолизе валежа лиственницы в условиях НП «Водлозерский» (Республика Карелия) // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 5. Петрозаводск, 2018.
- Стороженко В. Г. Стратегия поведения дереворазрушающих грибов в связи с динамикой лесных биогеоценозов // Лесоведение. 2014. № 3. С. 58–64.
- Швиденко А. З., Щепищенко Д. Г., Нильссон С. Оценка запасов древесного детрита в лесах России // Лесная таксация и лесоустройство. 2009. № 1 (41). 133–147.
- Bernicchia A., Gorjón S. P. Corticiaceae s.l. Fungi Europaei 12. Edizioni Candusso, Alassio, Italy. 2010. 1008 p.
- Bernicchia A. Polyporaceae s. l. Fungi Europaei 10. Edizioni Candusso. 2005. 806 p.
- Dynesius M., Jonsson B.G. Dating uprooted trees: comparison and application of eight methods in a boreal forest // Can. J. For. Res. 1991. Vol. 21. P. 655–665.
- Gough C. M., Vogel C. S., Kazanski C., Nagel L., Flower C. E., Curtis P. S. Coarse woody debris and the carbon balance of a north temperate forest // For. Ecol. Manage. 2007. Vol. 244. P. 60–67.
- Harmon M.E., Bond-Lamberty B., Tang J.W., Vargas R. Heterotrophic respiration in disturbed forests: a review with examples from North America // J. Geophys. Res. Biogeosci. 2011. Vol. 116. P. 1–17.
- Index Fungorum, 2018. CABI Database. <http://www.indexfungorum.org> (дата обращения: 18.11.2018).
- Schulze E. D., Wirth C., Mollicone D. von Lüpke, Ziegler N. W., Achard, Mund F. M., Prokushkin A., Scherbina S. Factors promoting larch dominance in central Siberia: fire versus growth performance and implications for carbon dynamics at the boundary of evergreen and deciduous conifers // Biogeosciences. 2012. Vol. 9. P. 1405–1421.
- Schwarze F. W. M. R., Engels J., Mattheck C. Fungal Strategies of Wood Decay in Trees. Springer Publ., Verlag Berlin Heidelberg. 2008.
- Shorohova E., Kapitsa E. Influence of the substrate and ecosystem attributes on the decomposition rates of coarse woody debris in European boreal forests // For. Ecol. Manage. 2014. Vol. 315. P. 173–184.
- Shorohova E., Kapitsa E. The decomposition rate of non-stem components of coarse woody debris (CWD) in European boreal forests mainly depends on site moisture and tree species. 2016. Eur. J. For. Res. 135 (3). P. 593–606.

Nilsson S., Shvidenko A., Stolbovoi V., Gluck M., Jonas M., Obersteiner M. Full Carbon Account for Russia. 2006. Forthcoming IIASA Interim Report IR. 00-021. International Institute for Applied Systems Analysis Publ. Laxenburg.

Weedon J. T., Cornwell W. K., Cornelissen J. H. C., Zanne A. E., Wirth C., Coomes D. A. Global meta-analysis of wood decomposition rates: a role for trait variation among tree species? Ecology Letters. 2009. Vol. 12. P. 45–56.

Yatskov M., Harmon M. E., Krankina O. N. A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests of Russia. Can. J. For. Res. 2003. Vol. 33. P. 1211–1226.

ВЛИЯНИЕ ПОДПОЛОВОЙ КУЛЬТУРЫ ЕЛИ НА ПЛОДОНОШЕНИЕ СЪЕДОБНЫХ ГРИБОВ

Шубин В. И.

Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», forest@krc.karelia.ru

В таежной зоне при ведении хозяйства в березняках является наиболее продуктивным выращивание березово-еловых насаждений с раздельной рубкой березы и ели. Нами изучались особенности плодоношения макромицетов в чистых березняках разнотравных и при создании в них культур ели. Сведений о влиянии ели, растущей под пологом березы, на плодоношении съедобных грибов мы не встречали.

Березняки разнотравные сформировались естественным путем в 40-х годах XX века на заброшенных пахотных землях. Почва – подзол гумусовый железистый супесчаный, среднеобеспеченная основными элементами питания. Состав древостоя 10 Б, IV класса возраста, средний диаметр на высоте 1,3 м – 7,2 см, средняя высота – 12,8 м.

Весной 1985 г. на половине участка размером 20 × 30 м были высажены четырехлетние саженцы ели с комом земли. Расстояние между саженцами 2 м. макромицеты собирали в 1985–2011 гг. с июля по октябрь, определяя их массу в свежем состоянии.

В табл. 1 приведены данные об общих урожаях макромицетов, в том числе эктомикоризных грибов (ЭМГ) из них двух видов нитрофилов за периоды и все время наблюдений. Посадка ели ослабила плодоношение макромицетов, среди которых абсолютное доминирование принадлежит ЭМГ. Наиболее высокие урожаи ЭМГ на обоих участках отмечены в 10 первых лет наблюдений. В эти годы отмечены более высокие урожаи нитрофила *Amanita muscaria* (L) Lam, что свидетельствует о более высоком содержании в почве подвижного азота.

Посадка ели вызвала плодоношение *Paxillus involutus*, карпофоры которого появились в год посадки и только около посадочных мест. Очевидно, что появление *P. involutus* через 2 месяца после посадки ели свидетельствует о том, что его мицелий и образованные им у березы эктомикоризы уже имелись, но не хватало подвижного азота и углеводов для образования карпофоров. При подготовке посадочных мест и посадке ели повреждался мицелий грибов, а в местах заживления мицелия усиливаются процессы метаболизма с выделением в почву основных элементов питания. При повышении в почве подвижного азота ЭМГ воздействуют на древесные растения ауксинами, стимулируя накопление простых углеводов и поступление их в корни для использования. Среди ЭМГ нитрофилов *P. involutus* отличается уникальной способностью образовывать обильный мицелий, создавая дефицит углеводов, ограничивающий плодоношение других ЭМГ, включая нитрофилов. У *A. muscaria* мицелий слабо развит и его плодоношение не ограничивает плодоношение других ЭМГ, и симбионт основных лесобразующих древесных пород таежной зоны, что позволяет использовать его в качестве биоиндикатора изменения содержания в почве подвижного азота (Шубин, 2005).

В табл. 2 приведены данные о сопряженности общих урожаев ЭМГ с урожаями *A. muscaria* в первые 10 лет наблюдений. В эти годы после слабоурожайного 1986 г. из-за засушливого лета отмечено стабильное плодоношение на высоком уровне, значительно выше среднего урожая за 1985–2011 гг., в течение 7 лет при относительно благоприятных погодных условиях. Сопряженность урожаев ЭМГ с плодоношением *A. muscaria* свидетельствует о том, что при больших урожаях содержание в почве подвижного азота увеличивается. Очевидно, оно вызвано в основном, как и при посадке ели, повреждением мицелия в лесной подстилке и при извлечении грибов во время их сбора. Причем, чем больше урожай съедобных грибов, тем больше повреждается мицелий.

Важно отметить, что наблюдаемое увеличение урожаев ЭМГ в течение 7 лет при сборе грибов происходит только на богатых гумусом почвах, который ЭМГ могут использовать для древесных растений и на плодоношение при повышенном содержании в почве подвижного азота. После максимальных урожаев ЭМГ в 2003 г. на обоих участках урожаи в 2004 г. были значительно ниже среднего, а в последующие годы очень низкими. Очевидно, к этому времени содержание гумуса значительно снизилось из-за использования древостоем. Максимальные урожаи макромицетов в 2003 г. можно объяснить накоплением в почве подвижного азота из-за ограничения его использования растениями при дефиците воды в засушливый предыдущий год и в засушливый период перед выпадением осадков в августе 2003 г. О накоплении в почве азота свидетельствуют высокие урожаи *A. muscaria*.

Таблица 1. Влияние подпологовой культуры ели на урожай макромицетов и нитрофилов

Грибы	Связи	Варианты	Средние урожаи (кг/га) за периоды					
			1985–1989	1990–1994	1995–1999	2000–2004	2005–2011	1985–2011
Всего макромицетов	–	1	426	393	106	215	75	230
		2	365	342	94	193	60	200
Из них эктомиокоризные	–	1	379	387	104	210	74	223
		2	323	329	92	191	59	188
из них нитрофилов: <i>Amanita muscaria</i>	Б, Е, С и др.	1	25,1	14,2	6,0	10,7	2,0	10,9
		2	17,9	18,6	8,6	42,9	2,2	16,8
<i>Paxillus involutus</i>	Б, Е, С и др.	1	0,1	0,3	0	0,3	0,3	0,2
		2	4,5	8,7	0,2	0,8	1,1	2,9

Примечание. Варианты – 1 чистый березняк и 2 березняк с посадкой ели. Связи ЭМГ с березой (Б), елью (Е) и сосной (С).

По наблюдениям Б. П. Василькова (1963), аналогичные условия важны для плодоношения съедобных грибов и зависят от урожая в предыдущем году и очень благоприятное влияние на плодоношение грибов оказывает сухая погода перед выпадением осадков в августе. Он считал, что размер урожаев зависит от развития грибницы, которая истощается при высоких урожаях и необходимо время для ее восстановления. О положительном влиянии сбора грибов на их плодоношение известно давно, но пока нет единого мнения о причине такого влияния (Шубин, 2008).

Таблица 2. Сопряженность общих урожаев с урожаем нитрофила *A. muscaria* в березняке

Годы									г
1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994
Общий урожай (кг/га)									
543	89	553	531	410	291	532	507	366	270
<i>Amanita muscaria</i> (кг/га)									0,75
37	16	23	29	21	4	20	32	5	0

Примечание. Статистическая обработка в «Статистика 6.0» с использованием непараметрического коэффициента корреляции Спирмена. Отмеченные значения коэффициента корреляции значимы при $p < 0,05$.

В таблице 3 представлены данные о влиянии культур ели на плодоношение съедобных грибов.

Видовой состав съедобных ЭМГ на обоих участках одинаков, но общие урожаи за период наблюдений оказались ниже на участке с посадкой ели. Связано это в основном из-за ослабления плодоношения после посадки ели моновалентных *B. betulicola*, *L. torminosus* и *L. scabrum* – симбионтов только березы. Из них самые высокие урожаи отмечены в березняке без ели у *L. torminosus* – 171, 140 и 109 кг/га в 1985, 1987 и 1989 г., у *B. betulicola* – 38, 66 и 109 кг/га в 1985, 1991 и 2003 г. и у *L. scabrum* – 41, 38 и 76 кг/га в 1990, 1991 и 2003 г. соответственно. Почти во все годы, кроме 1987 и 1990 г., общие урожаи макромицетов превышали 500 кг/га.

Остальные съедобные ЭМГ на обоих участках относятся к поливалентным видам и образуют эктомикоризы с двумя или тремя древесными породами. Связь поливалентных ЭМГ с несколькими древесными породами обеспечивает им более высокую конкурентную способность в получении углеводов, по сравнению с моновалентными ЭМГ.

Среди малоизвестных съедобных грибов абсолютное доминирование принадлежит *L. aurantiacus* с одинаковым средним урожаем на обоих участках. На участке без ели его высокие урожаи 78, 168 и 56 кг/га наблюдались в 1992, 2003 и 2008 г. соответственно. Из них 1992 и 2003 г. с очень высокими, а 2008 – ниже среднего урожаями макромицетов.

Таблица 3. Влияние культуры ели на плодоношение съедобных грибов

Грибы	Связи	Варианты	Средние урожаи (кг/га) за периоды					
			1985–1989	1990–1994	1995–1999	2000–2004	2005–2011	1985–2011
Всего съедобных	–	1	339	312	84	165	65	183
		2	274	263	86	131	41	150
из них хорошо известные: <i>Boletus edulis</i> Bull.	Б	1	16,9	26,1	8,4	36,0	13,8	19,8
		2	16,6	9,6	3,0	13,2	2,9	8,6
<i>Lactarius trivialis</i> (Fr.) Fr.	Б, Е, С	1	0,04	0,04	0	0,8	0	0,2
		2	9,3	8,5	3,8	4,3	1,7	5,3
<i>L. torminosus</i> (Schaeff.) Gray	Б	1	108,1	45,6	6,0	3,1	0,6	30,3
		2	13,3	10,1	0,4	4,3	1,8	5,7
<i>Leccinum scabrum</i> (Bull.) Gray	Б	1	1,9	26,1	11,5	19,3	5,3	12,3
		2	9,5	8,1	7,8	20,6	1,3	8,9
<i>L. versipelle</i> (Fr. & Hök) Snell	Б, Е, С	1	0	1,7	2,2	1,1	1,3	1,3
		2	0,7	19,8	21,3	3,9	3,5	9,2
<i>Russula</i> spp.	–	1	150,6	140,8	33,0	34,0	6,2	67,9
		2	140,9	111,0	17,6	17,4	4,1	54,0
<i>R. claroflava</i> Grove	Б, С	1	0,1	0,3	0,5	4,6	1,1	1,3
		2	0	0,4	3,5	1,1	0,9	1,2
<i>R. aeruginea</i> Lindblad ex Fr.	Б, С	1	70,3	27,0	2,9	3,5	0,1	19,2
		2	84,9	51,7	5,1	4,8	0,1	27,1
<i>R. xerampelina</i> (Schaeff.) Fr.	Б, Е, С	1	80,2	113,5	12,3	13,1	3,9	41,6
		2	56,0	58,9	8,9	11,5	3,6	25,8
Всего хорошо известных	–	1	278	240	61	94	27	128
		2	181	151	50	59	14	85
Малоизвестные: <i>Clitocybe nebularis</i> (Batsch) P. Kumm.	Б, С	1	1,3	0,2	0,4	3,7	1,0	1,3
		2	3,6	0,4	0	1,7	0,9	1,3
<i>Cortinarius albobolaceus</i> (Pers.) Fr.	Б, С	1	4,9	4,3	3,4	2,3	3,0	3,5
		2	9,6	15,2	4,1	11,3	5,7	8,4
<i>C. armillatus</i> (Fr.) Fr.	Б, С	1	0,4	0,8	0,3	2,2	6,4	2,3
		2	0,5	5,6	0,4	6,0	5,3	3,7
<i>C. mucosus</i> (Bull.) J. Kickx f.	Б, С	1	6,3	0,7	0,3	0,7	5,6	2,9
		2	11,9	5,1	1,8	0,7	0	3,6
<i>C. caperatus</i> (Pers.) Fr.	Б, Е, С	1	0	0,1	0,5	1,2	0	0,3
		2	0,7	1,4	0,8	3,9	0,5	1,4
<i>Lactarius aurantiacus</i> (Pers.) Gray	Б, Е	1	27,0	30,9	11,9	42,8	14,9	24,7
		2	26,1	43,1	10,3	36,7	13,0	24,8
<i>L. vietus</i> (Fr.) Fr.	Б, С	1	13,2	30,2	3,7	1,2	0,1	8,9
		2	7,9	17,7	1,3	1,1	0,1	5,2
Всего малоизвестных	–	1	61	71	21	58	32	47
		2	91	104	23	67	28	60
Прочие	–	1	1,1	0,4	1,5	13,5	5,0	4,4
		2	2,9	8,8	12,6	4,0	0	5,2

Примечание. Варианты и связи по табл. 1.

Таким образом, посадка ели вызвала плодоношение *P. involutus* и усилила плодоношение *A. muscaria* за счет обогащения почвы подвижным азотом. Установлена сопряженность общих урожаев макромицетов с урожаем *A. muscaria*.

При посадке ели состав съедобных грибов, состоящий только из эктомикоризных видов, не изменился. Среди них доминировали поливалентные виды. Из моновалентных видов на обоих участках встречались три вида симбионтов березы. Их плодоношение ослабло на участке с елью, уменьшив на нем, в основном, общий урожай съедобных грибов.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН).

Литература

Васильков Б. П. Съедобные и ядовитые грибы. Л., 1963. 45 с.

Шубин В. И. Эктомикоризные грибы в визуальной биодиагностике среды лесных биогеоценозов // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Матер. 6-й Междунар. конф. М. – Петрозаводск, 2005. С. 367–372.

Шубин В. И. О влиянии сбора грибов на их плодоношение // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Матер. всерос. конф. Ч. 2. Петрозаводск, 2008. С. 170–173.

ГРИБНАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ТРОПА – ПОКАЗАТЕЛЬ БИОРАЗНООБРАЗИЯ В ГОРОДСКИХ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Юпина Г. А., Потапов К. О.

Казанский (Приволжский) Федеральный университет, galina-yupina@mail.ru

Одной из наиболее острых проблем современности является сохранение биологического разнообразия живых организмов, так как постоянное ухудшение экологической обстановки способствует тому, что многие виды и роды, а иногда и более крупные таксономические группы оказываются на грани исчезновения (Косолапов, 2008).

Большое значение в сохранении биоразнообразия живых организмов оказывает воспитание экологического мировоззрения и бережного отношения к природе. Особенно это актуально для городских территорий, где лесные массивы являются резерватами биологического разнообразия. Экологическая тропа – это разновидность организованного информационного туристического маршрута в природе с целью экологического просвещения и природоохранного воспитания (Тропа в гармонии с природой, 2005).

Целью наших исследований явилось создание прогулочно-познавательной грибной экологической тропы на территории Горкинско-Ометьевского леса г. Казани.

В задачи исследований входило:

- определение критериев выбора маршрута тропы,
- проведение натурных исследований по изучению видового состава грибов,
- создание концепции грибной экологической тропы,
- создание проекта грибной экологической тропы.

Горкинско-Ометьевский лес г. Казани относится к лесопарковой зоне города. Территориально выделяют два участка – Ометьевский лес (площадью 43 га) и Горкинский лес (площадью 26 га). В настоящее время это особо охраняемые природные территории.

Растительность двух названных лесопарковых участков представлена широколиственными лесами – липняками и дубравами сныте-пролесниковыми и волосисто-осоково-пролесниковыми. Зеленых массив широко используется в целях рекреации.

Одним из основных компонентов лесного массива являются грибы. Они полностью зависят от леса, но и сами оказывают на лес огромное влияние – это структурное и функциональное взаимодействие с лесными сообществами, поддержание баланса в лесном биогеоценозе (Стороженко, 2013).

Кроме того, располагая данными о биоразнообразии микобиоты природной территории (лесной массив зеленая зона, особо охраняемая природная территория) можно организовать туристические экологические маршруты для ознакомления туристов с грибами, их демонстрацией, сопровождающейся рассказом о роли данной группы живых организмов.

Грибы обратили на себя внимание в силу следующих обстоятельств:

- широкого распространения в природе,
- многообразия форм плодовых тел и их различной окраски,
- достаточной доступности для обзора.

На основании проведенных исследований в дубраве сныте-пролесниковой Ометьевского леса было выявлено 66 видов грибов, относящихся к 54 родам, 7 семействам, 9 порядкам.

Ведущими по числу видов являются порядок Polyporales (26 видов), порядок Agaricales (16 видов), в остальные порядки входят от 2 до 9 видов грибов. Наибольшее число родов отмечено

в семействах Polyporaceae (9 родов), Fomitopsidaceae (4 рода), Phanerochetaceae (4 рода). К наиболее крупным родам относятся *Pluteus* (5 видов), *Polyporus* (4 вида). Более 80 % родов содержат по 1–2 вида, что свидетельствует о недостаточной изученности микобиоты. Подавляющее большинство выявленных грибов – сапротрофы, заселяющие валежную древесину.

На валеже широколиственных пород обитают: *Schizophyllum commune* Fr., *Auricularia mesenterica* (Dicks.) Pers., *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst., *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat., *Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst., *Gloeoporus dichrous* (Fr.) Bres., *Gloeoporus pannocinctus* (Romell) J. Erikss., *Junghuhnia nitida* (Pers.) Ryvarden, *Metuloidea fragrans* (A. David & Tortic) Miettinen, *Cerrena unicolor* (Bull.) Murrill., *Fomes fomentarius* (L.) J.J. Kickx., *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill., *Polyporus squamosus* (Huds.) Fr., *Stereum hirsutum* (Willd.) Pers., *Stereum subtomentosum* Pouzar., *Trichaptum biforme* (Fr.) Ryvarden и другие. Наиболее распространенными видами являются *Hymenochaete rubiginosa* (Dicks.) Lév., *Stereum hirsutum*, *Merulius tremellosus* Schrad., *Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst.

На живых деревьях отмечено два вида – *Fistulina hepatica* (Schaeff.) With., *Fomitiporia robusta* (P. Karst.) Fiasson & Niemelä.

На почве обитает более 30 видов грибов. Это *Pluteus cervinus* (Schaeff.) P. Kumm., *Pluteus salicinus* (Pers.) P. Kumm., *Lactarius quietus* (Fr.) Fr., *Lactarius controversus* Pers., *Laccaria laccata* (Scop.) Cooke., *Hygrophorus chrysodon* (Batsch) Fr., *Xerocomus subtomentosus* (L.) Quél., *La Flore des Vosges*, *Suillellus luridus* (Schaeff.) Murrill, *Phallus impudicus* L. var. *impudicus*, *Leccinum duriusculum* (Schulzer ex Kalchbr.) Singer и другие.

Установлены узкоспециализированные к дубу черешчатому грибы: *Fistulina hepatica*, *Fomitiporia robusta*, *Hymenochaete rubiginosa* (Dicks.) Lév., *Daedalea quercina* (L.) Pers., *Xylobolus frustulatus* (Pers.) Boidin. Выявленная микобиота характерна для формации широколиственных лесов.

Среди установленных видов интересны находки редких грибов: *Dentipellis fragilis* (Pers.) Donk, *Frantisekia mentschulensis* (Pilát ex Pilát) Spirin, *Ischnoderma resinosum* (Schrad.) P. Karst., *Volvariella caesiointacta* P.D. Orton., *Pluteus fenzi* (Schulzer) Corriol & P.-A. Moreau, включенные в Красную Книгу Республики Татарстан (2016).

На основании комплексных экологических исследований, проведенных на территории Ометьевского леса г. Казани, был составлен маршрут грибной экологической тропы под названием «Загадочный мир грибов». Грибная тропа протяженностью 1,5 км начинается с центральной прогулочной аллеи Ометьевского леса, проходит по территории лесного массива и заканчивается выходом в активную рекреационную зону парка. Основными критериями для выбора маршрута явились: типология растительного сообщества и его состояние, существующая дорожно-тропиночная сеть, которая не позволяет вытаптывать лесную растительность, разнообразие грибов, произрастающих на почве, валеже, пнях, сухостойных и живых деревьях.

Грибная тропа характеризуется доступностью для посетителей и экологической информированностью, может иметь различную специализацию:

- использоваться как учебная тропа для целей обучения;
- использоваться как прогулочно-познавательный маршрут выходного дня.

Учитывая многогранное использование, грибная тропа Ометьевского леса определена в целом как прогулочно-познавательная.

Знакомство с объектами экологической тропы происходит под руководством экскурсовода или самостоятельно, опираясь на научную информацию, изложенную на 23 аншлагах, установленных на протяжении всей тропы. На аншлагах представлена информация о различных группах грибов: это грибы – микромицеты, грибы – макромицеты, трутовые грибы – разрушители древесины, паразитические грибы, агариковые сапротрофы, грибы – гастромицеты.

Выделены аншлаги с отдельными, значимыми для Ометьевского леса видами грибов, размещен аншлаг, указывающий на важную роль валежной древесины для лесных сообществ. Составлены аншлаги с указанием редких, охраняемых видов грибов.

Создание грибной экологической тропы на территории Республики Татарстан – это первый пример того, как полученные исследовательские данные по биоразнообразию организмов используются наглядно для широкой аудитории городского населения.

Литература

- Косолапов Д. А. Афиллофороидные грибы среднетаежных лесов европейского северо-востока России. Екатеринбург, 2008. 232 с.
- Красная книга Республики Татарстан: животные, растения, грибы / гл. ред. А. А. Назиров. Изд. 3-е. Казань: Идел-Пресс, 2016. 760 с.
- Стороженко В. Г. Микоценоз и микоценология. Москва. 2013. 100 с.
- Тропа в гармонии с природой, Сборник российского и зарубежного опыта по созданию экологических троп. М.: "Р. Валент", 2007. 176 с.

ИНФЕКЦИОННЫЙ НЕКРОЗ ВЕТВЕЙ ЯСЕНЯ В ЛЕСНЫХ ПИТОМНИКАХ БЕЛАРУСИ

Ярук А. В., Звягинцев В. Б., Середич М. О., Смурага В. С.,
Волченкова Г. А., Савицкий А. В.

Белорусский государственный технологический университет, smile_04@mail.ru

Инфекционный некроз ветвей ясеня обыкновенного, вызываемый патогеном *Hymenoscyphus fraxineus* (Т. Kowalski) Baral, Queloz, Hosoya, является одной из основных причин разрушения ясеневых древостоев. Заболеванию подвержены деревья всех возрастов, поражение молодых растений происходит в более острой форме, проявляясь в стремительном развитии некроза и, как следствие, к гибели сеянцев и саженцев в краткие сроки (Kowalski, Czekaj, 2010; Звягинцев и др., 2016).

Известно, что развитие инфекционного некроза существенно зависит от погодных условий текущего года (Hauptman et al., 2013; Kirisits, 2015; Кеца et al., 2017). Жаркая сухая погода сдерживает развитие заболевания, влияя на образование плодовых тел и спороношение патогена, с чем связано медленное распространение инфекции некроза ветвей в европейских странах с жарким климатом. Вместе с тем, отклонения от климатической нормы по влажности и температуре на протяжении года существенно влияют на способность растения сопротивляться проникновению возбудителя и развитию заболевания (Timmermann et al., 2017; Pušpure et al., 2017; Pautasso et al., 2010; Pušpure et al., 2017).

Целью нашего исследования было изучить динамику пораженности посевов и посадок ясеня обыкновенного некрозом ветвей в лесных питомниках Беларуси за 3 года.

На протяжении 2015–2017 гг. проведено детальное обследование фитосанитарного состояния сеянцев и саженцев ясеня в 14 лесных питомниках в северной и центральной геоботанических подзонах Беларуси (табл.). Учитывали распространенность халарового некроза и пораженность листьев и ветвей растений. Обследования проводились во второй половине вегетационного периода (август – сентябрь), когда симптомы наиболее очевидны.

Распространенность и развитие инфекционного некроза ясеня на посевном материале в лесных питомниках Беларуси

Лесхоз	Вид ясеня	Вид лесопосад. материала	Год посева	Год учета	Распространенность заболевания, %	Развитие заболевания, %
1	2	3	4	5	6	7
Северная геоботаническая подзона (подзона дубово-темнохвойных лесов)						
Полоцкий	<i>F. excelsior</i>	Сеянцы	2015	2016	95,4	13,97
Глубокский	<i>F. excelsior</i>	Сеянцы	2011	2015	78,2	67,24
Верхнедвинский	<i>F. excelsior</i>	Сеянцы	2014	2017	0,0	0,0
Поставский	<i>F. excelsior</i>	Сеянцы	2014	2017	19,1	0,02
Лепельский	<i>F. excelsior</i>	Сеянцы	2013	2017	64,3	0,08
Вилейский	<i>F. pennsylvanica</i>	Сеянцы	2015	2017	86,9	0,07
	<i>F. pennsylvanica</i>	Саженцы	2010	2017	77,3	0,05
Смолевичский	<i>F. excelsior</i>	Сеянцы	2015	2017	84,4	0,06
	<i>F. excelsior</i>	Саженцы	2012	2017	26,3	0,03
Быховский	<i>F. pennsylvanica</i>	Сеянцы	2017	2017	19,5	0,02
Могилевский	<i>F. excelsior</i>	Сеянцы	2016	2017	27,8	0,02
Центральная геоботаническая подзона (подзона грабово-дубово-темнохвойных лесов)						
Жлобинский	<i>F. pennsylvanica</i>	Сеянцы	2014	2017	88,1	0,12
	<i>F. pennsylvanica</i>	Саженцы	2010	2017	100,0	0,30
Осиповичский	<i>F. excelsior</i>	Сеянцы	2015	2017	28,9	0,02
Любанский	<i>F. excelsior</i>	Саженцы	2011	2015, 2016	72,2	7,41
Лидский	<i>F. excelsior</i>	Сеянцы	2015	2017	8,8	0,005
Ганцевичский	<i>F. pennsylvanica</i>	Сеянцы	2013	2015	3,5	1,83

Нами было установлено, что в части питомников произрастает ясень пенсильванский (*Fraxinus pennsylvanica*), в меньшей мере поражаемый инфекционным некрозом и являющийся интродуцентом для территории Беларуси, в связи с чем не представляющий ценность для формирования лесных насаждений. В осенний период листва данного вида ясеня раньше желтеет и опадает, что в некоторых случаях затрудняло определение степени поражения листвы.

Инфекционный некроз ветвей *F. pennsylvanica* и *F. excelsior* отмечался во всех обследованных посевах и посадках (за исключением ГЛХУ «Верхнедвинский лесхоз», где сеянцы в большой степени пострадали от поздних майских заморозков 2017 года). Распространенность болезни на ясене обыкновенном достигала 95,4 % на сеянцах (ГЛХУ «Полоцкий лесхоз», 2016 год) и 72,2 % на саженцах (ГЛХУ «Любанский лесхоз», 2015–2016 годы), на ясене пенсильванском – 88,1 % на сеянцах (ГЛХУ «Жлобинский лесхоз», 2017 год) 100,0 % на саженцах (ГЛХУ «Жлобинский лесхоз», 2017 год). Развитие заболевания варьировало в зависимости от года учета и питомника, однако на аборигенном виде ясеня оказалось значительно выше, чем на интродуцированном – от 0,005 % до 67,24 % на растениях ясеня обыкновенного и от 0,02 % до 1,83 % на ясене пенсильванском. В среднем распространенность и развитие болезни на ясене обыкновенном больше в северных регионах (49,4 % и 10,18 % соответственно на севере, 36,6 % и 2,48 % в центральной подзоне). На ясене пенсильванском наблюдалась обратная зависимость – 61,2 % и 0,05 % на севере и 63,9 % и 0,75 % в центральной части. Начало появления симптомов поражения и развитие болезни на посевном материале оказалось взаимосвязано с погодными условиями текущего вегетационного сезона. Это обусловлено влиянием данных показателей на начало плодоношения возбудителя – в мае и июне 2017 года наблюдался неустойчивый температурный режим (с понижением температуры на 1–7° в большинстве дней) и недостаток влаги, что вызвало задержку плодоношения патогена на 2 недели, однако на распространенность болезни не повлияло.

По итогам проделанной работы можно сделать вывод, что инфекционный некроз ясеня обыкновенного распространен в лесных питомниках Беларуси повсеместно, однако среди пораженных растений наблюдается невысокая доля условно устойчивых растений (без признаков поражения), что позволяет отбирать данные экземпляры для дальнейшего использования в качестве посадочного материала и при создании устойчивых к некрозу культур ясеня.

Литература

Звягинцев В. Б. и др. Особенности развития и мониторинг халарового некроза в ясеневых насаждениях и лесных питомниках // Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике: Матер. Всерос. конф. с междунар. участием. Москва, 18–22 апреля 2016 г. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2016. С. 83–84.

Kowalski T., Czekał A. Disease symptoms and fungi on dying ash trees (*Fraxinus excelsior* L.) in Staszów Forest District stands. Forest Research Papers. 2010. Vol. 71. № 4. P. 357–368.

Hauptman T. et al. Temperature effect on *Chalara fraxinea*: heat treatment of saplings as a possible disease control method. Forest Pathology. 2013. Vol. 43. № 5. P. 360–370.

Kirisits T. Ascocarp formation of *Hymenoscyphus fraxineus* on several-year-old pseudosclerotial leaf rachises of *Fraxinus excelsior*. Forest pathology. 2015. Vol. 45. № 3. P. 254–257.

Keča N., Kirisits T., Menkis A. First Report of the Invasive Ash Dieback Pathogen *Hymenoscyphus fraxineus* on *Fraxinus excelsior* and *F. angustifolia* in Serbia. Baltic Forestry. 2017. Vol. 23. № 1. P. 56–59.

Timmermann V. et al. Progression of Ash Dieback in Norway Related to Tree Age, Disease History and Regional Aspects. Baltic Forestry. 2017. Vol. 23. № 1. P. 150–158.

Pušpure I. et al. Tree-ring Width of European Ash Differing by Crown Condition and its Relationship with Climatic Factors in Latvia. Baltic Forestry. 2017. Vol. 23. № 1. P. 244–252.

Pautasso M. et al. Plant health and global change—some implications for landscape management. Biological Reviews. 2010. Vol. 85. № 4. P. 729–755.

Pušpure I. et al. Tree-ring Width of European Ash Differing by Crown Condition and its Relationship with Climatic Factors in Latvia. Baltic Forestry. 2017. Vol. 23. № 1. P. 244–252.

**РЕСУРСНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ *PLEUROTUS PULMONARIUS* (FR.) QUÉL.
В КОЛЛЕКЦИИ ШТАММОВ ГРИБОВ ИНСТИТУТА ЛЕСА НАН БЕЛАРУСИ**

Охлопкова Н. П., Коваленко С. А., Лубянова В. М., Назарова О. М.

Институт леса НАН Беларуси, natokhlopkova@mail.ru, snejana.kovalenko@mail.ru

**RESOURCE POTENTIAL OF *PLEUROTUS PULMONARIUS* (FR.) QUÉL.
IN THE COLLECTION OF STRAINS OF FUNGI AT THE INSTITUTE OF FOREST
OF THE NAS OF BELARUS**

Okhlopkova N. P., Kovalenko S. A., Lubyanova V. M., Nazarova O. M.

Morphologo-cultural features of growth of 28 collection strains of the oyster fungus of *Pleurotus pulmonarius* (Fr.) Quél. are studied in pure culture and on vegetable substrata in vitro. Direct correlation link between cultural indicators (average diameter of a colony, average daily growth rate of a colony, growth coefficient) and the speed of development of vegetable substrata by a mycelium of strains hasn't been found out.

Одним из важнейших этапов успешной интродукции новых видов съедобных грибов в промышленную культуру является получение высокоурожайных штаммов, отличающихся высокой скоростью мицелиального роста и активной плодообразующей способностью на отечественном растительном сырье (различных растительных отходах сельского и лесного хозяйства). Вешенка легочная (*Pleurotus pulmonarius* (Fr.) Quél.) широко культивируется во многих странах мира. Большой интерес для промышленного выращивания представляют другие грибы рода *Pleurotus*, такие как вешенка обыкновенная (*Pl. ostreatus* (Jacq.) Kumm.), вешенка рожковидная (*Pl. cornucopiae* (Paul.) Roll.), вешенка степная (*Pl. eryngii* (DC.) Quél.). В странах СНГ вешенка обыкновенная занимает второе место по объемам производства после шампиньона двуспорового благодаря относительно несложной биотехнологии культивирования и высоким потребительским свойствам. Лечебно-профилактические свойства грибов рода *Pleurotus* основаны на высоком содержании биологически активных веществ, обладающих антивирусной и антибактериальной активностью, иммуностимулирующим действием. Грибная клетчатка выполняет роль пищевых волокон, оказывающих положительное влияние на работу желудочно-кишечного тракта. Включение вешенки в рацион способствует снижению уровня холестерина в крови, выведению из организма токсичных веществ, профилактике многих заболеваний (Сметанина, 2016).

Объектами исследований являлись чистые культуры 28 штаммов вешенки легочной *Pleurotus pulmonarius* (Fr.) Quél., прошедшие генетическую верификацию, жизнеспособность которых поддерживается в коллекции штаммов грибов Института леса НАН Беларуси. Штаммы имеют различное географическое происхождение, а именно, в коллекционном фонде сохраняются isolates, выделенные в течение четырех десятилетий из природной микобиоты Беларуси, а также штаммы, полученные из других коллекций и научно-исследовательских организаций России, Украины и США.

Целью наших исследований являлось изучение морфолого-культуральных особенностей вегетативного роста в культуре и на основных питательных субстратах 28 штаммов *Pl. pulmonarius*: №№ 50, 60, 63, 68, 177, 179, 268, 269, 418, 419, 437, 439 – штаммы, выделенные из природных условий Беларуси; №№ 77, 78, 119, 120 – штаммы, полученные из коллекции Института ботаники им Н.Г. Холодного (Украина); № 216 – штамм, привезенный волонтером из США; №№ 17, 18, 39, 40, 41, 45, 46, 48, 64, 65, 264 – штаммы, полученные из различных коллекций России.

В таблице 1 представлены морфолого-культуральные особенности роста штаммов *Pl. pulmonarius* на 7-е сутки. Описание макроморфологических показателей, характеризующих рост каждого штамма, осуществляли по общепризнанным методикам (Stalpers, 1978; Stamets, 1993; Бухало, 1988; Шубин, 1988). Изучали следующие показатели: характеристику мицелия, цвет, форму и запах колоний, особенности наружной поверхности и внешней линии колоний, среднесуточную радиальную скорость роста, плотность колоний, цвет реверзума. Ростовый коэффициент (РК) рассчитывали на 7-е сутки по методике А. С. Бухало, 1988.

Таблица 1. Морфолого-культуральные особенности роста штаммов *Pl. pulmonarius* на САС

Происхождение штамма	№ штамма	Год поступления в коллекцию	Диаметр колонии на 7-е сутки, мм	Скорость роста колонии, мм в сутки	РК
Выделенные из природных условий Беларуси	50	1991	28,8±1,40	1,6	8,2
	60	1991	41,5±3,08	2,5	17,8
	63	1991	90,0±0,00	6,0	32,1
	68	1977	19,7±1,17	1,0	5,6
	177	1995	47,7±3,17	2,8	19,1
	179	1996	85,0±1,44	5,6	72,9
	268	2009	90,0±0,00	6,0	38,6
	269	2009	90,0±0,00	6,0	25,7
	418	2016	90,0±0,00	6,0	65,6
	419	2016	82,8±1,64	5,5	42,6
	437	2017	58,7±3,43	3,8	37,7
Украина	439	2017	90,0±0,00	6,0	36,8
	77	1992	82,2±2,77	5,4	23,5
	78	1992	83,7±0,71	5,6	23,9
	119	1993	90,0±0,00	6,0	77,1
США	120	1993	87,5±1,12	5,8	25,0
	216	1999	90,0±0,00	6,0	38,6
Получены из различных коллекций и организаций России	17	1986	82,5±1,63	5,6	29,5
	18	1986	81,8±2,27	5,4	16,4
	39	1999	25,3±1,65	1,4	32,5
	40	1999	83,7±1,05	5,6	44,8
	41	1999	69,5±4,19	4,5	24,8
	45	1987	39,8±1,54	2,4	21,3
	46	1991	33,2±1,30	1,9	13,3
	48	1990	84,0±1,93	5,6	48,0
	64	1992	90,0±0,00	6,0	77,1
	65	1992	90,0±0,00	6,0	64,3
	264	2008	90,0±0,00	6,0	115,7

Выявлено, что время культивирования, необходимое для достижения максимального диаметра колонии штаммов в чашках Петри (90 мм), составляет 5 и более суток. Изученные штаммы по радиальной скорости роста колоний грибов на агаризованных средах были нами условно разделены на три группы: быстрорастущие (5,1 мм/сут и более), растущие со средней скоростью (2,6-5,0 мм/сут), медленно растущие (до 2,5 мм/сут). Наибольшей скоростью роста в эксперименте отличались: штаммы 63, 179, 268, 269, 418, 419, 439 (выделенные из природных условий Беларуси); штаммы 77, 78, 119, 120 (полученные из коллекции Института ботаники им Н.Г. Холодного); штамм 216, полученный из США; российские штаммы 17, 18, 40, 48, 64, 65, 264. В то же время высокие ростовые коэффициенты отмечены у штаммов 179, 418, 119, 64, 65, 264, однако не выявлена корреляционная связь между среднесуточной скоростью роста, средним диаметром колонии и показателем РК.

Изучение скорости роста мицелия штаммов вешенки легочной на зерновом и растительном субстратах осуществляли в стеклянных емкостях 0,25 и 0,5 л соответственно. В опытах использовали зерно овса и солому злаковых культур. Зерно овса отваривали, солому измельчали и увлажняли в течение 1 сут. Далее субстраты раскладывали в емкости и стерилизовали в автоклаве при температуре 125 °С (давлении 1,2 атм.) в течение 1 часа. Остывший зерновой субстрат инокулировали в стерильных условиях чистой культурой штаммов вешенки легочной, а соломенный субстрат – зерновым посевным мицелием (5–7 % от массы субстрата). Емкости термостатировали при 25 °С. Отмечался процент освоения данных субстратов на 3, 5, 7, 9, 14-е сутки роста мицелия. Фиксировались сроки полного освоения субстратов. В вариантах с соломенным субстратом устанавливалось время появления примордий и их количество, рассчитывался период плодообразования (от даты инокуляции субстрата до момента появления примордий), количество сформировавшихся плодовых тел (табл. 2).

Высокая скорость роста мицелия на зерновом субстрате на 9-е сутки отмечена у штаммов 63, 268, 439, 119, 216, 17, 18, 40, 41, 64. На соломенном субстрате высокую скорость роста показали штаммы 63, 268, 269, 418, 419, 439, 119, 216, 17, 18, 64, 264. Однако не установлена корреляционная зависимость между скоростью роста мицелия на субстратах и показателем РК. Штаммы 63, 268, 419, 439, 120, 216, 17, 18, имея показатель РК в диапазоне 32-43, выявили высокую скорость освоения растительного субстрата. Исследования показали разную плодообразующую способность штаммов. Так, у штаммов 418, 17, 18, 64, примордии появляются через 30-40 дней. У штамма 439 примордии образуются через 1,5 месяца после инокуляции субстрата. Максимальный выход плодовых тел на соломенном субстрате в лабораторных условиях выявлен у штаммов 268, 419, 439, 77, 78, 119, 216, 64, 65.

Таблица 2. Вегетативный рост штаммов *Pl. pulmonarius*

Происхождение штамма	№ штамма	Обрастание зернового субстрата на 9-е сутки, %	Обрастание соломенного субстрата на 10-е сутки, %	Количество суток до начала плодоношения	Количество примордий, шт.
Выделенные из природных условий Беларуси	50	16,7±1,67	30,0±5,77	30–35	3–4
	60	0,0	1,0±0,00	–	–
	63	73,3±3,33	76,7±4,41	60–65	1–3
	68	0,5±0,00	4,0±3,00	–	–
	177	58,3±9,28	25,0±0,00	–	–
	179	40,0±2,89	50,3±0,33	90–95	2–5
	268	83,3±1,67	75,0±2,89	50–65	2–10
	269	51,7±3,33	80,0±0,00	–	–
	418	57,7±9,06	87,7±1,45	36–38	3–5
	419	60,0±0,00	91,7±2,73	53–55	> 15
	437	21,7±3,33	61,7±0,88	45–50	3–4
	439	79,3±0,67	93,3±0,88	45–50	> 50
Украина	77	36,7±1,67	70,0±0,00	75–80	2–10
	78	58,3±1,67	63,3±1,67	95–100	> 10
	119	75,0±0,00	76,7±3,33	50–65	2–7
	120	70,3±0,33	74,0±2,08	100–110	2–4
США	216	88,3±4,41	80,7±0,67	60–70	2–10
Получены из различных коллекций и организаций России	17	78,3±1,67	86,7±1,67	30–35	3–4
	18	87,3±1,45	86,7±1,67	30–35	3–4
	39	3,5±3,50	0,0	–	–
	40	90,0±0,00	56,7±1,67	–	–
	41	96,3±1,33	55,7±0,67	–	–
	45	66,7±10,93	11,0±2,08	80–95	1–5
	46	8,7±0,67	0,0	–	–
	48	68,3±6,01	79,3±2,33	45–50	3–5
	64	81,7±1,67	80,0±0,00	38–40	3–7
	65	63,3±3,33	74,0±4,58	60–65	5–14
	264	56,7±3,33	90,0±0,00	60–70	3–5

Таким образом, отмечен значительный полиморфизм коллекционных штаммов *Pleurotus pulmonarius* (Fr.) Quél. по морфолого-культуральным показателям, а также по особенностям плодообразования. Большинство исследуемых депонентов показали хороший рост и стабильные морфолого-культуральные характеристики. Не установлена прямая корреляционная связь между культуральными показателями (средний диаметр колонии, среднесуточная скорость роста колонии, ростовой коэффициент) и скоростью освоения растительных субстратов мицелием штаммов.

ПОРАЖЕНИЕ ЛИСТВЫ САЖЕНЦЕВ ЛИПЫ МЕЛКОЛИСТНОЙ НА ФОНЕ ПРИМЕНЕНИЯ СРЕДСТВ ХИМИЧЕСКОЙ ЗАЩИТЫ

Полякова Н. Н.¹, Серая Л. Г.¹, Ларина Г. Е.^{1,2}

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии, Большие Вяземы,
Московская область

² Государственный университет по землеустройству, Москва
79268108650@yandex.ru

Аннотация. Исследована восприимчивость 3–5-летних саженцев липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) к аэрогенным (листовым) поражениям под влиянием агротехнических приемов в сочетании с применением гербицидных препаратов. Высокие риски восприимчивости к болезням листовой отмечены при внесении препаратов на основе дикамбы, триасульфурона, клопиралида и смесевой комбинации натриевой соли дикамбы и триасульфурона. Этот эффект объясняется ослаблением иммунитета (временным) у растений в результате химического стресса и снижением их общей устойчивости к проникновению фитопатогенных микроорганизмов. Отмечено, что применение гербицидов на основе глифосата, 2,4-Д, дикамбы, триасульфурона, клопиралида повышает конкурентоспособность саженцев древесных растений первых лет роста на 10–40 % по отношению к сорным растениям в искусственном ценозе (питомник).

Ключевые слова: липа, саженцы, гербицид, болезнь, листовая пятнистость.

Введение. Древесное растение сохраняет здоровый вид в том случае, когда влияющие факторы (температура, влага, свет, элементы питания, вредные организмы и пр.) воздействуют в границах адаптации культуры. Степень адаптации растений к стрессовым факторам (химические, физические, биотические) ограничивается генетическими возможностями вида и проявляется в «приспособлениях» на уровне морфологических, физиологических и биохимических реакций или формированием морфологических свойств (суккулентность и др.); а также в «бегстве» путем отдаления активной жизнедеятельности в более благоприятные периоды года (состояние покоя, ускоренное плодоношение).

В настоящее время особенно актуальны вопросы о качестве посадочного материала, об однотипности саженцев древесных пород с высокими товарными качествами. Типы деформаций формы тех или иных органов растений весьма разнообразны, но важно знать причины этих отклонений, чтобы верно принимать решения о проведении профилактических или оперативных мероприятий по оздоровлению.

Целью нашего исследования было изучение восприимчивости обработанных гербицидами древесных растений к листовым (аэрогенным) болезням.

Методы и объекты исследования. Исследования проведены согласно основным методическим подходам к экспериментальной оценке пестицидов в сочетании с изучением аспектов стресс-факторов в технологиях по выращиванию посадочного древесного материала и полевых культур (Волкович, Носников, 2015; Спиридонов, Ларина, Шестаков, 2009).

Опытный участок расположен в с. Богородское Владимирской области (ООО «Мамина дача») на площади 0,5 га. Почва опытного участка среднесуглинистая, дерново-подзолистая, хорошо окультуренная с ярко-выраженной комковато-зернистой структурой.

Годы наблюдений (2015–2017 гг.) отличались по погодным условиям от среднемноголетних данных. По показателю температуры воздуха за вегетационный период все годы наблюдений были ниже среднемноголетних данных – 14,1 °С; наиболее холодным был 2017 год – 12,2 °С, теплее 2015 и 2016 гг. – 13,3–13,6 °С. По сумме осадков 2017 год был близок к среднемноголетним данным 49,5 мм по сравнению с 51,6 мм для среднемноголетних. Очень сухим оказался 2015 и 2016 гг., где сумма осадков была почти в 2–3 раза ниже среднемноголетних данных.

Подготовка почвы на участке, выбранном под закладку питомника лиственных пород включала осеннюю обработку глифосатом в дозе 3,0 л/га (2014), дискование и выравнивание. Весной 2015 года на участке произвели посадку 2-летних сеянцев липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.). Средняя высота сеянцев 35 см, диаметр ствола 0,3–0,5 см, без листьев, после зимнего хранения. Опытный участок был размечен по следующей схеме: контроль (ручная прополка и культивация междурядий) и гербицидные варианты – препарат на основе глифосата в дозе 3,0 л/га (50 % по д.в.,

1,5 л/га по д.в.); 2,4-Д в дозе 1,5 л/га (60 % по д.в., 0,9 л/га); диметиламинная соль дикамбы в дозе 2,0 л/га (48 % по д.в., 0,96 л/га по д.в.); триасульфурон в дозе 0,01 кг/га (75 % по д.в., 7,5 г/га по д.в.); натриевая соль дикамбы и триасульфурон в дозе 0,2 л/га (по д.в. 65,9 % + 4,1 %, 0,13 л/га + 8 г/га); клопиралид в дозе 0,2 л/га (30 % по д.в., 0,06 л/га по д.в.). Расположение делянок рендомизировано, опыт заложен в 4-х повторностях.

Гербициды применяли ежегодно в первую декаду июня в активную фазу роста саженцев липы на высоком уровне засоренности опытных делянок. Химический стресс ослабляет иммунитет растений. Процесс восстановления (компенсации) связан не только с пластичностью и биологией растений, но и внешними факторами – почвенными, климатическими, фитосанитарными рисками. Отклик растений на химический стресс проявляется на разных организационных уровнях: клетка, ткани, орган, габитус растения. В нашем исследовании в период вегетации липы мелколистной в 3-х - 5-ти-летнем возрасте проводили рекогносцировочные обследования (описание, фотофиксация состояния древесных растений, фенологические наблюдения) и биометрические измерения листовых пластин (здоровые листья, без деформаций и листья с деформациями и отклонениями, которые проявлялись в виде хлорозов, некрозов, пятнистостей). Пятнистости листьев учитывали по 5-ти бальной шкале согласно «Методическим указаниям по регистрационным испытаниям пестицидов в сельском хозяйстве» (2009). Просматривая выборку в 100 листьев, где 0 – признаков поражения нет, 1 – слабая степень (до 10 % поверхности листа), 2 – средняя степень (11–25 %), 3 – сильная (25–50 %), 4 – сплошная (больше 50 %). Идентификацию грибов проводили в лабораторных условиях по морфологическим признакам стандартными методами. Терминология приведена в соответствии с *Index Fungorum*.

Полученные результаты были систематизированы и математический анализ массива данных проведен в программе *MS Excel, Statistica* (StatSoft Inc., 1984–2004). Исследования проведены с использованием приборно-аналитической базы Центра коллективного пользования научным оборудованием ФГБНУ ВНИИФ и отдела патологии декоративных и садовых культур.

Результаты и обсуждение. По данным фенологических наблюдений липа мелколистная отличается широкими адаптационными возможностями. Саженцы (или молодняк в возрасте 0–10 лет) представляют собой формирующиеся организмы, максимальная чувствительность которых к деструктивному влиянию стресс-факторов отмечается на начальных этапах онтогенеза (Сейдафаров, 2013). По нашим многолетним наблюдениям на контрольных вариантах (без применения гербицидов) побегообразование на 4-х летних саженцах липы при конкуренции с сорняками было 6–8 шт. (2016 г.) и минимальным у 5-ти летних – 3–4 побега (2017 г.), что можно объяснить оптимальными гидротермическими условиями для культурного растения в 2016 году. В разные годы наблюдений применение гербицидов достоверно снижало засоренность на разных вариантах опыта: в среднем уровень засоренности на опытных вариантах в зависимости от химической природы препарата равнялся 11–46 % относительно контроля (без применения гербицида). Погодные условия года наблюдений влияли на эффективность испытываемых препаратов: снижение засоренности в 2015 году равнялось 10–54 %, 2016 году – 5–59 %, 2017 году – 16–50 %, что связано с их химической природой и механизмом действия.

Отмечены изменения в динамике роста саженцев липы и в формировании побегов. У 3-х-4-х летних саженцев в вариантах с применением дикамбы и смесевой комбинации дикамбы с триасульфуроном зафиксирован максимальный рост до 9–10 побегов/растение, в прочих гербицидных вариантах результат сопоставим с контролем – 4-8 побегов/растение. У 5-ти летних саженцев даже в условиях достаточного увлажнения (2017 г.) рост побегов снизился на 50 %. Максимальное образование побегов у 5-ти летних растений зафиксировано с применением диметиламинной соли дикамбы – до 5 побегов/растение, на прочих вариантах – менее 3 побегов/растение. Наблюдаемый результат вероятно связан с химической природой действующего вещества. Во-первых, диметиламинная соль дикамбы отличается высокой растворимостью в воде (> 75 г/100 мл), по сравнению с натриевой солью дикамбы – 38 г/100 мл. Во-вторых, дикамба отличается от других гербицидов эффектом стимуляции роста более молодых тканей растений. В результате на фоне стимуляции роста молодых растущих тканей растений препаратом на основе дикамбы наблюдается активное формирование побегов как стресс-реакция у 4-х-5-ти летних саженцев липы.

Эффект от гербицидов проявился и в динамике роста саженцев. Так у 3-4-х летних растений заметно угнетение в росте на гербицидных вариантах с глифосатом, 2,4-Д, диметиламинная соль

дикамбы, где потери высоты саженцев составили 5–63 % по сравнению с контролем. У 5-ти летних саженцев наоборот отмечается статистически значимое увеличение высоты растений (12–17 %) относительно контроля во всех вариантах опыта, за исключением глифосата. По-видимому, на третий год испытаний происходит накопление глифосата в меристематических тканях молодых растений, что нарушает в них физиологические процессы, связанные с ростом.

Большой интерес представляет вопрос о восприимчивости обработанных гербицидами древесных растений к листовым (аэрогенным) болезням. Неблагоприятные условия (дефицит света, тепла, влаги, питания) влияют на прекращение процессов синтеза ростовых веществ и, в результате наблюдаются деформации листьев, которые проявляются в виде курчавости, пузыревидных вздутий, нитевидности, морщинистости по причине неравномерного роста отдельных частей листовой пластинки. С другой стороны, по причине химического стресса возможно ослабление (временное) иммунитета или устойчивости культурных растений к болезням и вредителям. Поэтому нами была изучена восприимчивость обработанных гербицидами молодых растений липы к листовым (аэрогенным) болезням (таблица). Во всех вариантах были отмечены пятнистости листьев, вызываемые грибами: *Cercospora microsora* (темно-бурая пятнистость), *Gloeosporium tilia* (кремовая пятнистость) в 1–2 степени поражения. Максимальная восприимчивость (выше 2 баллов) зафиксирована на варианте с применением смешанного препарата, что объясняется синергическим эффектом дикамбы и триасульфурона в препаративной форме. Негативные последствия ожидаемы и на вариантах с однолетним применением клопиралида, а также при многолетнем применении триасульфурона, особенно в условиях достаточного увлажнения, т.е. высоких фитосанитарных рисков.

Суммарное проявление пятнистостей листьев липы на разном гербицидном фоне, баллы

Вариант /название действующего вещества	Год наблюдений						Среднее по вариантам опыта	
	2015	2016		2017				
	x1*	x1	x2	x1	x2	x3	x1	x2
Контроль	0,88	1,52	1,07	0,86	0,97	1,17	1,08	1,02
Глифосат	0,96	1,59	1,37	0,10	1,27	1,30	0,88	1,32
2,4-Д (диметиламинная соль)	0,96	1,35	0,80	1,17	1,17	1,44	1,16	0,98
Дикамба (диметиламинная соль)	0,93	1,37	1,20	1,37	1,70	1,63	1,22	1,45
Триасульфурон	1,01	1,27	0,84	1,57	1,97	1,60	1,28	1,41
Дикамба (натриевая соль) + триасульфурон	0,91	1,44	0,69	2,22	1,44	1,50	1,52	1,06
Клопиралид	0,99	1,47	0,75	1,87	0,89	1,24	1,44	0,82
среднее	0,96	1,42	0,94	1,38	1,40	1,45	1,25	1,17
ST	0,0	0,1	0,3	0,7	0,4	0,1	0,2	0,2
Kv	3,5	7,2	26,7	48,2	25,2	10,0	16,5	19,9

Примечание: * – x1 – применение 1-й год, x2 – применение 2-ой год, x3 – применение 3-й год.

Выводы. Применение гербицидов на основе глифосата, 2,4-Д, дикамбы, триасульфурона, клопиралида повышает конкурентоспособность саженцев древесных растений первых лет роста по отношению к сорным растениям в искусственном ценозе (питомник). Погодные условия изменяют эффективность гербицидных препаратов (колебания 10–40 %), что связано с их химической природой и механизмом действия. Например, хорошая растворимость действующего вещества увеличивает его миграционную способность (поступление в растение) во влажный год, что хорошо для контроля сорной растительности, но повышает риски угнетения культурного растения.

Применение средств химической защиты растений в питомниках при выращивании саженцев липы временно влияет на их устойчивость к проникновению фитопатогенных организмов особенно во влажный год. Высокие риски восприимчивости к болезням листьев отмечены при внесении препаратов на основе дикамбы, триасульфурона и клопиралида. Не ясна продолжительность периода восприимчивости 3х-5-ти летних саженцев липы к фитопатогенным рискам в таежной природной зоне, это будет изучено в наших дальнейших исследованиях.

Литература

Волкович А. П., Носников В. В. Интенсивные технологии выращивания посадочного материала и лесовосстановления. Минск: БГТУ, 2015. С. 74.

Методические указания по регистрационным испытаниям фунгицидов в сельском хозяйстве. С-Пб.: ВИЗР, 2009. С. 279.

Сейдафаров Р. А. Структурные и функциональные уровни адаптаций липы мелколистной (*Tilia Cordata* Mill.) в условиях техногенного загрязнения (на примере Уфимского промышленного центра) // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2013. № 3. С. 70–74.

Спиридонов Ю. Я., Ларина Г. Е., Шестаков В. Г. Методическое руководство по изучению гербицидов, применяемых в растениеводстве. Сер. Полевая академия. М.: Печатный город, 2009. С. 252.

Якимов Н. И., Крук Н. К., Домасевич А. А. Агротехника выращивания саженцев лиственных пород для лесовосстановления // Лесное хозяйство. Труды БГТУ, 2014. № 1. С. 194–197.

Index Fungorum URL: <http://www.indexfungorum.org> (дата обращения 28.03.2018).

BACTERIAL DROPSY OF *BETULA PENDULA* ROTH. IN UKRAINE

Goychuk A. F.¹, Drozda V. F.², Shvets M. V.³

National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine,
¹ogoychuk@gmail.com, ²biomethod@quality.ua, ³marina lis@ukr.net

Due to the continuous stages of adaptation to changes in the environmental conditions in the modern structure and functioning of plant groups, catastrophic disturbances of the functioning of even the most resistant species of plants occur. One of the manifestations of such violations in recent decades is the increase in the number of species and the spread of phytopathogenic organisms, which lead to destructive events in the forest biota. The most aggressive pathogens of forest tree plants at the present stage of development of plant cover of the Earth are bacteria that cause mass bacteriosis of forest species of tree plants.

For the first time, A. Shcherbin-Parfenenko (1963), in the middle of the last century on the territory of the former Soviet Union, linking the drying of forest wood plants experimentally to different stages of their ontogenesis with phytopathogenic bacteria, (by artificial infection) proved that the isolated phytopathogenic bacteria isolated from sick trees are the root cause of their drying (Щербин-Парфененко, 1963). The emergence of bacterial diseases in the populations of *Betula pendula* Roth, which is one of the most stable pioneer species with a broad ecological amplitude, whose consortium relationships are a classic example of balanced trophic chains in nature, was the least expected. The study of the etiology of bacterial dropy in Ukraine has not been conducted. Mentions of this issue are noted in foreign literature, particularly in the works of Kazakh, Belarussian and Russian scientists.

Unlike fungi that are diagnosed with anatomical-morphological characteristics, bacterial diseases and their pathogens require special studies using the Hengle-Koch Triad, which requires detailed study and experimental confirmation of the complex interactions between the determinant and its consortia.

In addition to certain patterns of the propagation of bacterial dropy and its significant phenotypic and modification variability, one of the determining factors that creates an epiphytotium and panfitotium situation, and forms hearth, is the ecological and trophic association of the pathogen with populations of insect phytophages (in connection with) with meteorological conditions. Considering the forestry, ecological and economic value of birch stands, and taking into account the intense deterioration of their phytosanitary condition, a comprehensive study of these factors in the pathology of *B. pendula* is particularly relevant.

The etiology of drying of forest wood plants, including *B. pendula*, is not sufficiently investigated both within its range, and in Ukraine. Over 150 hypotheses related to the dying of forests are currently known. Among the factors that have a detrimental effect on the forests, there are significant deviations from the long-term average values of meteorological factors, summer droughts, severe frosty winters, environmental pollution, abrupt changes in groundwater levels, harmful insects, bacterial and fungal pathogens. At present, the dangerous infectious diseases of the birch, which lead to its fast death, have a bacterial etiology. The species of pathogens bacteriosis of forest wood plants is much smaller than the pathogens of mycoses.

The weakening and reduction of the stability of birch stands is largely due to climatic abnormalities. The catalytic factor of the "biological fire" is the critical moisture supply of birch stands, especially during the growing season. Overlaying a steady increase in the average temperature of the growing season for a critical reduction in the amount of rainfall in the summer months has led to hydrothermal stress in the forests of the region. Such deviations followed one after another by short intervals, leaving no possibility for plants to restore stability. Thus, for a sufficiently large amount of precipitation in the range of 500–600 mm, for the region under study, the precipitation during the growing season was critical and ranged from 44 to 92 mm (Швецъ, 2018).

By morphotypes from the pathology of bacterial dropsy *B. pendula*, bright grayish-white, opaque white-cream and yellow-colored colonies were identified that were attributed to the genera *Enterobacter*, *Bacillus*, *Xanthomonas*, *Pantoea*. Micobiota in the pathogenesis of bacterial dropsy were represented by micromycetes from the genera *Rhizopus*, *Mucor* (Zygomycota), *Penicillium*, *Acremonium* (Department of Ascomycota) and found to be a concomitant microflora. In the experiment for artificial inoculation, it was established that the pathogen of the bacterial dropsy *B. pendula* is the polybiotroph *Enterobacter nimipressuralis*. The pathogenic properties of *P. agglomerans* and *X. campestris* were variable (*X. campestris* in only one variant showed weak pathogenic properties). The leaves and shoots of *B. pendula* in the experiment are not sensitive to *E. nimipressuralis*.

The vascular parenchymatous bacteriosis of birch, which is associated with saturation of its tissues, has acquired several names in the scientific literature: bacterial dropsy, bacterial wet cancer, brown slime, watermark disease, crying of birch, "weetwood" "Slime flux", "alcoholic flux" (Гойчук, Швець, 2016). Symptoms of bacterial dropsy are directly related to the moisture content of the tissues of the trunk and shoots of birch, the formation of a wet pathological nucleus in the wood, cracks and ulcers in the trunks, bloating of the crust and periderm during the active phase of the disease, necrotic wet stains in the places of the external penetration of the infection, and abundance of exudate. Numerous water shoots are formed in affected trees, which indicate a profound pathology of birch. Chronic pathogenesis is accompanied by drying of the upper part of the plant, and eventually – and its complete extinction. In shape and color, we have identified six forms of birch bark: rough-cracked, longitudinally-cracked, rhomboid-cracked, unclear-cracked, layered and smooth bark. Thus, the most affected forms of birch are longitudinal-cracked (20,2 %) and rough-cracked (17,4 %). Noticeably less affected is birch with a cracked rhomboid (12,1 %). The least affected are plants with a layer form (5,1 %), which according to our observations is more common in more lighted and warmed areas of the forest, which to some extent can be a limiting factor for phytopathogenic bacteria.

Experiments on inoculation were aimed at artificial infection of solely trunks of *B. pendula* trees in field conditions. In the course of artificial infection, the trunks of 5 model birch, aged 35-40 years, were damaged. The first symptoms of the infectious process were observed 4 months after the artificial infection of birches and were characterized by very slow pathological processes. As a result, six months after inoculation, the dynamics of the infectious process and the terminal symptoms were similar to those from which the samples were isolated. Control was carried out on test plants, which had clear signs of pathology on the surface of the bark. Certain differences were detected in the intensity of development of artificial bacterial pathology (a score of defeat, infectious class), which we associate with individual resistance, and possibly with species the investigated plants. Thus, out of five models, more intensive pathology development was detected on 2 test-plants, which had a high intensity of infectious disease – 62 % and 69 % – respectively.

In scientific works, the spread of bacterial pathology of tree plants is associated with insects, emphasizing the fact that among pathogenic bacteria unknown species, not related to insect vectors, carrying out exogenous and endogenous transfer of bacteria. As a rule, insect ksilophages are powerful secondary factors in the spread of infection. It was found that in the studied region, *T. fuscicornis* predominates among the total number of insects.

The role and place of a harmful entomofauna was investigated as a vector of infection spread. Depending on the physiological state of *B. pendula*, the density of its settlement *T. fuscicornis* in the studied region varies from 0.09 to 10.9 flying hole of insects per 1 dm². Healthy trees and stands are characterized by practically no *T. fuscicornis* on the trunks. From the imago *T. fuscicornis* isolated

bacteria, which in the experiment caused bacterial dropsy. Analysis of biology of the most common stem pests of coniferous and deciduous, including and birch, forest wooded plants, in particular from the families *Ipidae*, *Buprestidae*, *Curculionidae*, *Cerambycidae*, *Siricidae*, *Xiphydriidae*, etc., indicates that the active phase (summer of the imago) in the vast majority of xylophagous insects falls in the summer months when *B. pendula* is resistant to infection. That is, the possibilities of the first infection with *B. pendula* by the insects mentioned above are rather doubtful and may relate only to weakened trees, including those damaged by the bacterial dropsy causative agent, rather doubtful. That is, the possibilities for the primary infection of *B. pendula* with these insects are rather doubtful and may relate only to weakened trees, including those affected by the agent of bacterial dropsy. Based on many years of experimental research and analysis of a body of literature using a significant number of original physiological, ecological and ethological predictors, a strategy for the development of the disease on the axis of the r- and K-continuum. It is established that the causative agent of bacterial dropsy of the birch is liable to preferentially r-selection, with an emphasis on the realization of the tactics of reproduction and survival. The phenomenon of zoochory has also been established in the etiology of disease (Чулкина, 1991), distribution and nonspecific transmission of the pathogen by insects. In particular, it was shown that the main vectors of accumulation, conservation and transmission of the pathogen are five species of insects, trophically and ecologically associated with birch. Among them, *Lamra decipiens* Gebl., *Agrilus viridis* L. *Agrilus subauratus* Gebl., as well as *Scolytus ratzeburgi* Jans. It is the non-specific zoochoria that gives grounds for evaluating the pathogen with the characteristic features of the K-strategist. The foregoing allows us to make a conclusion about the existence of many adaptive mechanisms for resisting stress factors of a biogenic and anthropogenic nature.

The presence of antagonistic relationships between the components of the *B. pendula* myco- and microbiota in the "bacterium-bacterium" system has been established. In the cross-reaction "main culture-test culture," a certain variability of the inhibitory effect of *Bacillus subtilis* on *Enterobacter nimipressuralis*. The sterile area in the experiment was 11.0 mm for the strain *E. nimipressuralis* 8993, 8.2 mm for the strain isolated from the *Tremex* and 29.0 mm from the bacterial pathology of strain *E. nimipressuralis* 18. There is no inhibitory effect of *B. subtilis* on strain *E. nimipressuralis* 9. Despite the variable inhibitory properties of the *Bacillus* bacteria on bacterial agent, they should be considered promising for the biological methods (alone or in combination with pesticides) to limit (or regulate) pathogenic microbiota.

The above is testimony to the fact that in conditions favorable for phytopathogenic microorganisms in the system of "tree plant-automicroflora-environment" they can very quickly fill the ecological niche to the threshold concentration (Гвоздяк, 2005), thus even causing epiphytoticum that to a certain extent we can observe in modern phytosanitary condition *B. pendula*.

Литература

- Гвоздяк Р. І. Перспективні напрями дослідження фітопатогенних бактерій // Фітопатогенні бактерії. Фітонцидологія. Алелопатія: зб. статей. Житомир : ДАУ, 2005. С. 3–8.
- Гойчук А. Ф. Бактеріальна водянка берези повислої в насадженнях Житомирського Полісся України (науково-методичні рекомендації для підприємств Державного агентства лісових ресурсів України) / А. Ф. Гойчук, В. Ф. Дрозда, М. В. Швець. Київ: НУБіП, 2017. 26 с.
- Гойчук А. Ф., Швець М. В. Бактеріальна патологія *Betula pendula* в лісах Житомирського Полісся України // Матеріали IV Всеукраїнської науково-практичної конференції. Житомир: ЖНАЕУ, 2016. С. 236–237.
- Чулкина В. А. Биологические основы эпифитотии. М.: Агропромиздат, 1991. 287 с.
- Швець М. В. Бактеріальна водянка *Betula pendula* Roth. у Житомирському Поліссі України (етіологія, симптоматика, патогенез): автореф. дис. на здобуття звання канд. біол. наук: спец. 06.03.03. Львів, 2018. 23 с.
- Щербин-Парфененко А. Л. Бактериальные заболевания лесных пород. М.: Гослесбумиздат, 1963. 146 с.
- Швець М. В. Инфекционные болезни *Betula pendula* в насаждениях Житомирского Полесья Украины [електронний ресурс]. Режим доступу: <http://miarv.com.ua> (дата звернення 05.04.2018).

MICROFUNGI ON *CARPINUS BETULUS* L. IN FOREST ECOSYSTEMS OF BURSA PROVINCE OF TUKEY

Hasan Akgül¹, Elşad Hüseyin², Faruk Selçuk², Ali İmran Korkmaz¹

¹ Akdeniz University, 07200, Antalya, Turkey

² Ahi Evran University, 40169, Kırşehir, Turkey, selcuk_faruk@yahoo.com

Hornbeam (*Carpinus betulus* L.) is located in the Black Sea region, which composed all the Euro-Siberian flora of Turkey. In addition, it spreads locally in the Amanos Mountains and Uludag Mountain Forests (Turkey). The Hornbeam has a wide range that covers southern and central Europe; eastwards it occurs across the Black Sea reaching the Caucasus and Northern Iranian. Identification of fungi developing on tree species is the initial and important step to protect of forest reserves. The aim of the study is to reveal the species content and importance of microfungi developing on Hornbeam (*C. betulus*). As a result of this study, 17 microfungi species were determined on Hornbeam trees in Bursa-Uludag Forest Ecosystems. Taxa, families, and author citations are spelled according to Cannon and Kirk (2007), Kirk et al. (2008), and the Fungal Database, Index Fungorum, and MycoBank databases (accessed 10 February 2018). All microfungi developing on the *C. betulus* belong to 10 families and 16 genera of the orders Botryosphaariales, Coronophorales, Diaporthales, Hypocreales, Hysteriales, and Xylariales, from the divisio Ascomycota. The Diatrypaceae and Melanconidaceae families takes first place in terms of the number of species (3 species). Species commonly found on Hornbeam trees in forests; *Anthostoma decipiens* (DC.) Nitschke, *Bertia moriformis* (Tode) De Not. var. *multiseptata* Sivan., *Cytospora decorticans* Sacc., *Diatrype disciformis* (Hoffm.) Fr., *Eutypa maura* (Fr.) Sacc., *Gnomonia fimbriata* (Pers.) Fuckel, *Jackrogersella cohaerens* (Pers.) L. Wendt, Kuhnert & M. Stadler, *Melogramma campylosporium* Fr., *Myxosporium carpini* Peck, and *Nectria cinnabarina* (Tode) Fr.

Литература

Cannon P. F., Kirk P. F. (2007). Fungal Families of the World. Wallingford, UK: CAB International.

Kirk P. F., Cannon P. F., Minter D. W., Stalpers J. A. (2008). Dictionary of the Fungi. 10th ed. Wallingford, UK: CAB International.

URL1: <http://www.indexfungorum.org/names/names.asp>

URL2: <http://www.mycobank.org/quicksearch.aspx>

URL3: <https://nt.ars-grin.gov/fungalatabases/>

MICROFUNGI ON ORIENTAL BEECH IN FOREST ECOSYSTEMS OF BURSA PROVINCE, TURKEY

Faruk Selçuk¹, Elşad Hüseyin¹, Hasan Akgül², Ali İmran Korkmaz²

¹ Ahi Evran University, 40169, Kırşehir, Turkey

² Akdeniz University, 07200, Antalya, Turkey, hakgul@akdeniz.edu.tr

Oriental Beech (*Fagus orientalis* Lipsky) is distributed in Thrace and in the south of Marmara Sea and throughout the Black Sea Region in Turkey. Oriental Beech is indigenous to the Balkans in the west, through Anatolian Peninsula (Asia Minor), to the Caucasus and northern Iranian. There are also isolated natural populations of the species north-east of the Mediterranean Sea on the Amanos Mountains (Turkey). Identification of fungi developing on tree species is the initial and important step to protect of forest reserves. The aim of the study is to reveal the species content and importance of microfungi developing on Oriental Beech (*F. orientalis*). In our study, 27 microfungi species were determined on Eastern Beech trees in Bursa Forest Ecosystems. All microfungi developing on the Oriental Beech belong to 12 families and 19 genera of the orders Diaporthales, Hypocreales, Pleosporales, Sordariales, Trichosphaerales, and Xylariales from the divisio Ascomycota. The Diatrypaceae family takes first place in terms of the number of species (10 species). Taxa, families, and author citations are spelled according to Cannon and Kirk (2007), Kirk et al. (2008), and the Fungal Database, Index Fungorum, and MycoBank databases (accessed 10 February 2018). Species commonly found on *F. orientalis* in forests;

Biscogniauxia nummularia (Bull.) Kuntze, *Coryneum megaspermum* Syd. & P. Syd, *Diatrype disciformis* (Hoffm.) Fr., *D. stigma* (Hoffm.) Fr., *Diatrypella decorata* Nitschke, *D. pulvinata* Nitschke, *Eutypella stellulata* (Fr.) Sacc., *E. quaternata* (Pers.) Rappaz, *Jackrogersella cohaerens* (Pers.) L. Wendt, Kuhnert & M. Stadler, *J. multiformis* (Fr.) L. Wendt, Kuhnert & M. Stadler, *Nectria peziza* (Tode) Fr., *Phoma desolationis* Speg., and *Volutella ciliata* (Alb. & Schwein.) Fr. Speg.

References

- Cannon P. F., Kirk P. F. (2007). Fungal Families of the World. Wallingford, UK: CAB International.
Kirk P. F., Cannon P. F., Minter D. W., Stalpers J. A. (2008). Dictionary of the Fungi. 10th ed. Wallingford, UK: CAB International.
URL1: <http://www.indexfungorum.org/names/names.asp>
URL2: <http://www.mycobank.org/quicksearch.aspx>
URL3: <https://nt.ars-grin.gov/fungalatabases/>

MICROFUNGI ASSOCIATED WITH *QUERCUS FRAINETTO* TEN IN FOREST ECOSYSTEMS OF BURSA PROVINCE, TURKEY

Faruk Selçuk¹, Elşad Hüseyin¹, Hasan Akgül², Ali İmran Korkmaz²

¹ Ahi Evran University, 40169, Kırşehir, Turkey

² Akdeniz University, 07200, Antalya, Turkey, hakgul@akdeniz.edu.tr

Hungarian Oak (*Quercus frainetto* Ten.) is present in Thrace, Northwest Anatolia and Marmara region of Turkey. It is a species native to Balkan Peninsula, and also present in South Italy and North-West Turkey. Identification of fungi developing on tree species is the initial and important step to protect of forest reserves. The aim of the study is to reveal the species content and importance of microfungi developing on Hungarian Oak (*Q. frainetto*). In this study, 8 microfungi species were determined on Hungarian Oak trees in forest ecosystems of Bursa. Taxa, families, and author citations are spelled according to Cannon and Kirk (2007), Kirk et al. (2008), and the Fungal Database, Index Fungorum, and MycoBank databases (accessed 10 February 2018). All microfungi developing on the *Q. frainetto* belong to 6 families and 8 genera of the orders Botryosphaeriales, Pleosporales, Rhytismatales, and Sordariales, and Xylariales from the divisio Ascomycota. The Diatrypaceae family takes first place in terms of the number of species (3 species). Species commonly found on *Q. farinetto* in forests; *Biscogniauxia nummularia* (Bull.) Kuntze, *Colpoma quercinum* (Pers.) Wallr., *Diatrype stigma* (Hoffm.) Fr., *Diatrypella decorata* Nitschke, *Eutypa flavovirens* (Pers.) Tul. & C. Tul., and *Phoma quercicola* Sacc. & Briard.

References

- Cannon P. F., Kirk P. F. (2007). Fungal Families of the World. Wallingford, UK: CAB International.
Kirk P. F., Cannon P. F., Minter D. W., Stalpers J. A. (2008). Dictionary of the Fungi. 10th ed. Wallingford, UK: CAB International.
URL1: <http://www.indexfungorum.org/names/names.asp>
URL2: <http://www.mycobank.org/quicksearch.aspx>
URL3: <https://nt.ars-grin.gov/fungalatabases/>

MICROMYCETOUS FUNGI ASSOCIATED WITH *AMYGDALUS COMMUNIS* L. IN DIFFERENT ECOSYSTEMS OF TURKEY

Faruk Selçuk¹, Elşad Hüseyin¹, Merve Ulukapı¹, Hasan Akgül²

¹ Ahi Evran University, 40169, Kırşehir, Turkey, selcuk_faruk@yahoo.com

² Akdeniz University, 07200, Antalya, Turkey

Amygdalus spp. (Rosaceae), which have been growth as well as forest and as cultivated in every part of Turkey land (except coasts of Eastern part of Black Sea region and high plateaus), because of their very valuable fruits that have a very important place in food, medicine, cosmetics and paint industry. Sweet almond seeds contain high amounts of fat, along with protein, iron and calcium in small quantities.

Almond oil is good for skin and hair. Fruit is very rich in terms of Antioxidant (vitamin E), this feature are protector against the effects of demantia and many diseases. It is a need for children health care especially. Bitter Almonds have chest softening and antitussive effect when taken orally. However, caution should be exercised when taking it at high doses because it will cause poisoning.

Turkey is ranked sixth in terms of production of Almond fruit after USA, Spain, Iranian, Italy, and Tunisian (60 000 tons / year). Available almond species in Turkey are that: *Amygdalus arabica* Oliv., *A. balansae* Boiss., *A. carduchorum* Bornm., *A. communis* L., *A. fenzliana* (Fritsch) Lipsky, *A. graeca* Lindl., *A. korshinskyi* (Hand.-Mazz.) Bomm., *A. kotschyi* Boiss. & Hohen., *A. lycioides* Spach, *A. orientalis* Mill., *A. trichamygdalus* (Hand.-Mazz.) Woronow, *A. webbii* Spach, and *A. zielinskii* Browicz. (Davis 1965). The most wide spread species is *A. communis* among these. Almond trees live on average 50 years, but it is also possible to encounter trees living up to the age of 100.

Forest and artificial afforestation areas are frequently infected by various microfungi that with or without phytopathogenic. These infections cause premature spills in the leaves, and deterioration on twigs and trunks, efficiency to decrease of tree's, or death from time to time and causing economic damage to large extent. Considered all this, I would like to emphasized that to investigate of microfungi that grown on Almond trees is very important.

There aren't any study interested with directly mycobiota of Almond in Turkey, but some species have been determined by someones at different times are that: *Coniothyrium amygdali* Gonz. Frag., *C. pruni* Mc Alpine, *Cytospora asterophora* Sacc., *Phoma amygdalina* Sacc. & D. Sacc., *Phyllactinia babayanii* Simonyan, *P. guttata* (Wallr.) Lév., *Podosphaera pannosa* (Wallr.) de Bary, and *Taphrina deformans* (Berk.) Tul.

Presented microfungi in this study have been collected on *A. communis* that grown on Kırşehir, Aksaray and Nevşehir province that located Central Anatolian Region in 2017. The systematics and world spreads of the species are given in accordance with Cannon and Kirk (2007), Kirk et al. (2008), and the Fungal Database, Index Fungorum, and MycoBank databases (accessed 20 February 2018). As a result of field and laboratory studies, on *A. communis* in this study identified a total 11 species of micromycetes (Ellis & Ellis 1971, Saccardo, 1882-1931, 1972), belonging to 9 genera of 9 families 6 orders. Given all microfungi in this study are belong to Ascomycota members only. Dothideomycetes class is very rich in terms of orders, and species and constitute 73 % (8 species) of 11 identified species, belongig to 6 genera, 6 families of 4 orders. Another class Sordariomycetes is represented by 3 species (27 %) members of 3 genera, 3 families, 2 orders. (Table).

Systematic structure of the reported microfungi

Taxa	Orders	Families	Genera	Species Number	Rate (%)
Ascomycota	6	9	9	11	100
Pezizomycotina	6	9	9	11	100
Dothideomycetes	4	6	6	8	73
Dothideomycetidae	1	1	1	1	9
Pleosporomycetidae	1	3	3	4	37
Incertae sedis	2	2	2	3	27
Sordariomycetes	2	3	3	3	27
Sordariomycetidae	1	1	1	1	9
Xylariomycetidae	1	2	2	2	18
Total	6	9	9	11	100.0

Of these microfungi, hosts of, collected locations, and world spreads are given below as alphabetically. Ascomycota: *Amphisphaeria bufonia* (Berk. & Broome) Ces. & De Not. on dead branches of *A. communis* – Nevşehir province, Kozaklı district, Buruncuk neighborhood, 02.04.2017, FS. 1002, in Poland (on *Quercus robur* L.), in Sweden (on *Quercus* sp.), and in Turkey (on *Juglans regia* L.). *Cladosporium condylonema* Pass. on dead twigs of *A. communis* – Aksaray province, Ortaköy district, Ortabahçe facilities, 1120 m a. s. l., 38°45'818'' N, 34°05'299'' E, 03.06.2017, FS. 1019, in Brasil (on *Prunus amygdalus* Batsch), and in Spain (on *Prunus* sp.). *Coniothyrium amygdali* Politis on branches of *A. communis* – Aksaray province, Ortaköy district, Ortabahçe facilities, 1120 m a. s. l., 38°45'742'' N, 34°05'241'' E, 03.06.2017, FS. 1016, in Greece (on *Prunus dulcis* D.A. Webb.), in Spain (on *Amygdalus persica* L.), and in Turkey (on *Amygdalus communis*). *Cucurbitaria delitescens* Sacc. on thin branches of *A. communis* – Kırşehir province, the road of Sevdigin village, Radisson intersection, 1080 m a. s. l.,

38°08'450'' N, 34°07'680'' E, 28.05.2017, FS. 1010, in Iranian (on *Prunus* sp.), and in Ukraine (on *Idesia polycarpa* Maxim.). *Cytospora ceratophora* Sacc. on branches of *A. communis* – Kırşehir province, near Sıdıklı village, Ahi Evran University Davulağılı facilities, 850 m a. s. l., 39°04'560'' N, 33°52'651'' E, 16.04.2017, FS. 1003, wide spread in the world on different hosts. *Diplodia amygdali* Cooke & Harkn. on dead twigs of *A. communis* – Kırşehir province, near Sıdıklı village, Ahi Evran University Davulağılı facilities, 860 m a. s. l., 39°04'593'' N, 33°52'685'' E, 16.04.2017, FS. 1004, in Greece (on *Prunus dulcis* D.A. Webb.), in Romania (on *Prunus armeniaca* L.), and unknown locality (on *Amygdalus communis*). *D. persicina* (Berk. & M.A. Curtis) Grove on dead twigs of *A. communis* – Aksaray province, Ortaköy district, Ortabahçe facilities, 1120 m a. s. l., 38°45'820'' N, 34°05'290'' E, 03.06.2017, FS. 1022, in USA (on *Prunus persica* (L.) Batsch. *Discostroma corticola* (Fuckel) Brockmann on dead twigs of *A. communis* – Aksaray province, Ortaköy district, Ortabahçe facilities, 1120 m a. s. l., 38°45'818''N, 34°05'299'' E, 03.06.2017, FS. 1019, wide spread different part of the World except Turkey, on different hosts. *Phoma amygdalina* Sacc. & D. Sacc. on branches of *A. communis* – Aksaray province, Ortaköy district, Ortabahçe facilities, 1120 m a. s. l., 38°45'742''N, 34°05'241'' E, 03.06.2017, FS. 1016, in Armenia (on *Amygdalus fenzliana* Korsh.), and in Turkey (on *Amygdalus communis*). *P. dealbata* Pass. on dead twigs of *A. communis* – Aksaray province, Ortaköy district, Ortabahçe facilities, 1120 m a. s. l., 38°45'820'' N, 34°05'290''E, 03.06.2017, FS. 1022, in Turkey (on *Chaenomeles speciosa* (Sweet) Nak.), and in USA (on *Opulaster opulifolius* (L.) Kuntze). *Valsaria insitiva* (Tode)Ces. & De Not. on dead branches of *A. communis* – Nevşehir province, Kozaklı district, Buruncuk neighborhood, 02.04.2017, FS. 1002a, wide spread in the world on different hosts.

Among the identified microfungi the most representative are *Diplodia* and *Phoma* (two each species). The others genera (*Amphisphaeria*, *Cladosporium*, *Coniothyrium*, *Cucurbitaria*, *Cytospora*, *Discostroma*, and *Valsaria*) represented by one each species.

The species *Cladosporium condylonema*, *Cucurbitaria delitescens*, *Diplodia amygdali*, *D. persicina*, and *Discostroma corticola* are reported for the first time in the Turkey.

All microfungi that given here are saprobic, but we evaluated microfungi that given before, we encountered some parasite microfungi that grown on living leaves, i.e.: *Phyllactinia babayanii*, *P. guttata*, *Podosphaera pannosa* and *Taphrina deformans*. When micromycetous mycobiota of the study area analyzed in terms of trophic structure: 11 species are xylotrophs.

Six species of registered microfungi have colored (brown) spores are that: *Amphisphaeria bufonia*, *Cladosporium condylonema*, *Coniothyrium amygdali*, *Cucurbitaria delitescens*, *Diplodia amygdali*, and *Valsaria insitiva*. They are mainly in the southern and south-eastern slopes occur. On the northern and north-western slopes, as well as shaded and humid habitats occur mainly microfungi with colourless spores. These are *Cytospora ceratophora*, *Diplodia persicina* [= *Phoma persicina* (Berk. & M.A. Curtis) Sacc.], *Discostroma corticola*, *Phoma amygdalina* and *P. dealbata*.

Finally, if evaluate *Amygdalus* spp. in terms of micro-macrofungi that as hosts of their, there are about 180 fungi according to Oudemans (1920). For this reason, from this fact that of this study is an ongoing project, we believe that there are a lot of species which are waiting to be found by us.

The authors wish to express their thanks for financial support to Scientific Research Fund of Ahi Evran Univesity (Project no: FEF.A3.16.001).

References

- Cannon P. F., Kirk P. F. (2007). Fungal Families of the World. Wallingford, UK: CAB International.
- Davis P. H. (1965). Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Vol. 1–11. Edinburgh, UK: Edinburgh University Press.
- Ellis M. B., Ellis J. P. (1987). Microfungi on Land Plants. An identification Handbooke. CROOM HELM. London-Sydney.
- Kirk P. F., Cannon P. F., Minter D. W., Stalpers J. A. (2008). Dictionary of the Fungi. 10th ed. Wallingford, UK: CAB International
- Oudemans C. A. J. A. (1920). Enumeratio systematica fungorum, Hagae Comitum Apud Martinum Nijhoff, 3, 719–764.
- Saccardo P. A. (1882–1931, 1972). Sylloge fungorum omnium hucusque cognitorum. Vol. 1–25, Pavia., Johnson reprint corporation, Vol. 26, New York, London.
- URL1: <http://www.indexfungorum.org/names/names.asp>
- URL2: <http://www.mycobank.org/quicksearch.aspx>
- URL3: <https://nt.ars-grin.gov/fungalatabases/>

CONTRIBUTION TO THE MICROFUNGI OF TURKEY FROM THE BOZTEPE DISTRICT KIRŞEHİR PROVINCE

Elşad Hüseyin¹, Faruk Selçuk¹, Hasan Akgül², Kadriye Ekici¹

¹ Ahi Evran University, Arts and Sciences Faculty, 40169 Kırşehir, Turkey,
elsadhuseyin@hotmail.com, selcuk_faruk@yahoo.com

² Akdeniz University, 07200, Antalya, Turkey, hakgul1358@gmail.com

Turkey has a very diverse flora, and higher plants of Turkey have been well studied but the mycobiota has not been extensively investigated and most of the studies deal with macromycetes generally agaricoid and rust and powdery mildews fungi. However, during the past two decades research on micromycetes in the country has intensified. This study aims to make a contribution to the mycobiota of Turkey by determining the microfungial diversity of Kırşehir Province.

Microfungi samples were collected on trees and shrubs in forests of Boztepe district of Kırşehir Province of Turkey. The Boztepe district situated in the central Kızılırmak section of the Anatolian Peninsula. The geographical coordinates of the studied area are 39°11'–39°27' N, 34°12'–34°36' E and take place entirely in the Irano-Turanian phytogeographic region. On the northern and north-eastern dry stream beds forest-steppe plant formations are common. Microclimate has been created by these areas for the Euro-Siberian and Mediterranean elements. According to the grid square system adopted by Davis (1965) Boztepe district is located in the square B5.

Tree and shrub vegetation is represented by the following families species: Pinaceae (*Cedrus libani* A. Richard, *Pinus nigra* Arn., *P. sylvestris* L.), Ephedraceae (*Ephedra major* Host), Cupressaceae (*Juniperus communis* L., *J. oxycedrus* L.), Aceraceae (*Acer negundo* L.), Berberidaceae (*Berberis cretica* L., *B. crataegina* DC.), Elaeagnaceae (*Elaeagnus angustifolia* L.), Rhamnaceae (*Rhamnus petiolaris* Boiss., *R. catarthica* L.), Rosaceae (*Amygdalus communis* L., *A. lycioides* Spach, *A. nana* L., *A. orientalis* Miller, *Cerasus mahaleb* (L.) Miller var. *mahaleb*, *Cotoneaster nummularia* Fisch. et Mey., *Crataegus orientalis* Pallas ex Bieb. var. *orientalis*, *C. aronia* (L.) Bosc. ex DC. var. *aronia*, *C. meyeri* A. Pojark, *C. monogyna* Jacq. subsp. *monogyna*, *C. pentagyna* Waldst. & Kit. ex Willd, *Malus domestica* Borkh., *M. sylvestris* Miller, *Prunus divaricata* Ledeb. subsp. *divaricata*, *P. spinosa* L. subsp. *dasyphylla* (Schur.) Domin, *Pyrus elaeagnifolia* Pallas subsp. *elaegnifolia*, *Rosa canina* L., *R. gallica* L., *Rubus canescens* DC.), Caprifoliaceae (*Lonicera etrusca* Santi. var. *etrusca*), Oleaceae (*Fraxinus excelsior* L., *Jasminum fruticans* L.), Plumbaginaceae (*Acantholimon acerosum* (Wild.) Boiss. subsp. *acerosum*, *A. puberulum* Boiss. et Bal. subsp. *puberulum*), Ulmaceae (*Ulmus minor* Miller subsp. *minor*, *U. suberosa* Ehrh.), Fagaceae (*Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. subsp. *petraea*, *Q. pubescens* Willd., *Q. robur* L. subsp. *pedunculiflora* (C. Koch.) Menitsky), Salicaceae (*Populus alba* L., *P. nigra* L., *Salix alba* L., *S. cinerea* L.), Fabaceae (*Astragalus ascicalyx* Bunge, *A. macrocephalus* Willd subsp. *finitimus* (Bunge) Chamberlain, *A. melanophrurius* Boiss., *A. oleifolius* DC., *A. ornithopodioides* Lam., *A. plumosus* Willd. var. *plumosus*, *A. pycnocephalus* Fischer var. *pycnocephalus*, *Robinia pseudoacacia* L.), Juglandaceae (*Juglans regia* L.), Simaroubaceae (*Ailanthus altissima* (Miller) Swingle), Moraceae (*Morus alba* L.), Solanaceae (*Lycium barbarum* L.) and Tamaricaceae (*Tamarix parviflora* DC.).

The material of this study comprises microfungi specimens collected on trees and bushes in 2012–2014. Earlier 91 species for Mycobiota of Turkey were published by Hüseyin et al. (2016) as new records from this region. The systematics of the species are given in accordance with Cannon and Kirk (2007), Kirk et al. (2008), and the MycoBank Database and Index Fungorum databases (accessed 10 January 2018). As a result of field and laboratory studies, on different trees and bushes in this study identified a total 47 species of micromycetes, belonging to 28 genera of 24 families 18 orders. Microfungi are represented by Ascomycota members only. Sordariomycetes class is very rich in terms of orders, and species and constitute 42.54 % (20 species) of 47 identified species, belonging to 7 genera, 6 families of 6 orders. Another class Dothideomycetes is represented by 18 species (38.30 %) members of 12 genera, 10 families, 4 orders. Incertae sedis is represented by 6 species (12.77 %). Lecanoromycetes class constitute 4.26 % of total number of species. Leotiomyces include only one species (2.13 %) (Table).

Systematic structure of the new reported microfungi

Taxa	Orders	Families	Genera	Species Number	Rate (%)
Ascomycota	18	24	28	47	100
Pezizomycotina	18	24	28	47	100
Dothideomycetes	4	10	12	18	38.30
Lecanoromycetes	1	1	2	2	4.26
Leotiomycetes	1	1	1	1	2.13
Sordariomycetes	6	6	7	20	42.54
Uncertae sedis	6	6	6	6	2.77
Total	18	24	28	47	100.0

These microfungi and their host are given below as alphabetically. **Ascomycota:** *Acremoniula elsadii* K. Ekici & E. Hüseyin – on dead branches of *Rhamnus petiolaris*, *Acrodictys elliptica* Manohar., N.K. Rao, D.K. Agarwal & Kunwar – on dead wood of *Cotoneaster nummularia*, *Camarosporium nigricans* McAlpine – on dead wood of *Rhamnus petiolaris*, *C. quaternatum* Sacc. – on bark of twigs of *Lycium barbarum*, *Dinemasporium pleurospora* (Sacc.) Shkarupa – on dead wood of *Ailanthus altissima*, *Heliscus atilae* E. Hüseyin, F. Selçuk et K. Ekici – on rotting twigs of *Rhamnus petiolaris*. *Hyaloscypha hyalina* (Pers.) Boud. – on dead wood of *Rhamnus petiolaris*, *Karstenula rhodostoma* (Alb. & Schwein.) Speg. – on dead branches of *Rhamnus petiolaris*, *Neorhamphoria garethjonesii* Boonmee, E. Hüseyin & F. Selçuk – on dead wood of *Cotoneaster nummularia*, *Oncopodium elaeagni* D. Magyar – on dead wood of *Elaeagnus angustifolia*, *Platystomum alpinum* Earle – on dead wood of *Rhamnus petiolaris*, *P. psilogrammum* (Durieu & Mont.) Sacc. & D. Sacc. – on dead wood of *Rosa canina*, *Pleosphaeria mori* (Schulzer) Sacc. – on dead twigs of *Morus alba*, *Pleospora arctica* Fuckel – on fallen leaves of *Cotoneaster nummularia*, *P. breviasca* Berl. – on fallen leaves of *Pyrus elaeagnifolia* subsp. *elaegnifolia*, *P. varians* Ces. – on overwintered leaves of *Pyrus elaeagnifolia* subsp. *elaegnifolia*, *Pleomassaria elaeagni* Potebnia – on dead branches of *Elaeagnus angustifolia*, *Pseudocamarosporium propinquum* (Sacc.) Wijayaw., Camporesi & K.D. Hyde – on dead wood of twigs of *Pinus nigra*, *Rosellinia brunnea* Bonord. – on dead wood of *Prunus mahaleb*, *R. nigerrima* Peyronel – on dead wood of *Rhamnus petiolaris*, *R. obliquata* (Sommerf.) Sacc. – on dead branches of *Elaeagnus angustifolia*, *R. rosarum* Niessel – on dead wood of *Cotoneaster nummularia* and *Crataegus meyeri*, *R. rugulosa* Schulzer & Sacc. – on dead wood of *Pyrus elaeagnifolia* subsp. *elaegnifolia*, *Schizoxylon berkeleyanum* (Durieu & Lév.) Fuckel – on bark of twigs of *Lonicera etrusca* var. *etrusca*, *Septogloeum salicinum* (Peck) Sacc. – on living leaves of *Salix alba*, *Sporocadus pezizoides* (Ellis & Everh.) M. Morelet – on dead wood of *Salix alba*, *Stagonospora salicicola* (T. Johnson) Sacc. & Traverso – on dead branches of *Salix cinerea*, *S. ligniseda* (Tassi) Sacc. & D. Sacc. – on dead wood of *Rhamnus petiolaris*, *Stemphylium crataegi* (Ellis & Everh.) Höhn. – on living leaves of *Pyrus elaeagnifolia* subsp. *elaegnifolia*, *Stictis glaucoma* Berk. & M. A. Curtis – on bark of dead twigs of *Rosa gallica*, *Strickeria chevalieri* (P. Karst.) Cooke – on dead twigs of *Prunus divaricata* subsp. *divaricata*, *S. deflectens* var. *tamaricis* Sandu – on bark of dead twigs of *Tamarix parviflora*, *S. insecure* (Ellis) Kuntze – on dead wood of *Salix cinerea*, *S. kansensis* (Ellis & Everh.) Kuntze – on wood of dead branches of *Ulmus minor* subsp. *minor*, *S. nitidula* (P. Karst.) Cooke – on dead branches of *Ulmus minor* subsp. *minor*, *S. patellarioides* (Sacc.) P. Larsen and *S. patellaris* (P. Karst.) Kuntze – on bark of dead branches of *Ulmus minor* subsp. *minor*, *S. pomiformis* (P. Karst.) Cooke – on wood of dead branches of *Cotoneaster nummularia* and *Crataegus orientalis* var. *orientalis*, *S. rhamni* (Fabre) Kuntze – on dead wood of *Rhamnus petiolaris*, *S. variispora* Kirschst. – on dead wood of *Morus alba* and *Rhamnus petiolaris*, *Taeniolina scripta* (P. Karst.) P. M. Kirk – on dead roots of *Rosa canina*, *Thyridaria texensis* (Ellis & Everh.) Berl. & Voglino – on dead wood of *Morus alba*, *Torula insularis* Thüm. – on fallen fruit of *Prunus divaricata* subsp. *divaricata*, *Trematosphaeria pertusa* Fuckel – on dead wood of *Rosa canina*, *Ulmus minor* subsp. *minor* and *Morus alba*, *Triblidium occidentale* Earle – on dead twigs of *Rosa canina*, *Venturia glacialis* Lar. N. Vassiljeva – on fallen leaves of *Prunus divaricata* subsp. *divaricata*, *Winteria aterrima* Hazsl. – on dead twigs of *Amygdalus communis*.

Among the identified microfungi the most representative are *Strickeria* (10 species) and *Rosellinia* (5). The others genera (*Camarosporium*, *Platystomum*, *Pleospora*, *Pseudocamarosporium*, *Septogloeum*, *Stagonospora*, *Taeniolina*, *Triblidium*, *Venturia*, *Winteria* etc.) represented by 1–3 species.

The *Hyaloscypha* Boud., *Karstenula* Speg., *Oncopodium* Sacc., *Schizoxylon* Pers., *Sporocadus* Corda, *Taeniolina* M. B. Ellis, *Thyridaria* Sacc. and *Triblidium* Rebent. are new genera for Turkish mycobiota. The species *Acrodictys elliptica*, *Camarosporium nigricans*, *Karstenula rhodostoma*, *Oncopodium elaeagni*, *Platystomum alpinum*, *P. psilogrammum*, *Pleomassaria elaeagni*, *Pleosphaeria mori*, *Pleospora breviasca*, *P. varians*, *Pseudocamarosporium propinquum*, *Rosellinia brunnea*, *R. nigerrima*, *R. obliquata*, *R. rosarum*, *R. rugulosa*, *Septogloeum salicinum*, *Sporocadus pezizoides*, *Stagonospora salicicola*, *S. ligniseda*, *Stemphylium crataegi*, *Stictis glaucoma*, *Strickeria chevalieri*, *S. insecure*, *S. kansensis*, *S. nitidula*, *S. patellarioides*, *S. patellaris*, *S. rhamni*, *S. variispora*, *Torula insularis*, *Triblidium occidentale*, *Venturia glacialis* and *Winteria aterrima* are reported for the second time in the world.

The *Neorhamphoria* Boonmee, E. Hüseyin & F. Selçuk with type species *N. garethjonesii* described as a new genus also *Acremoniula elsadii* and *Heliscus atilae* are described as a new species.

From total 47 taxon of microfungi 45 (95.75 %) are saprobic and the remaining 2 species (4.25 %) are pathogens. The pathogens species represented by *Stemphylium crataegi* (Ellis & Everh.) Höhn. and *Septogloeum salicinum* (Peck) Sacc. But, the effect of pathogens on forest situation are imperceptible nearly. Saprobiic micromycetes represented by *Acremoniula*, *Acrodictys*, *Camarosporium*, *Dinemasporium*, *Heliscus*, *Hyaloscypha*, *Karstenula*, *Neorhamphoria*, *Oncopodium*, *Platystomum*, *Pseudocamarosporium*, *Rosellinia*, *Strickeria*, *Taeniolina*, *Triblidium*, *Winteria* and other genera species.

When micromycetous mycobiota of the study area analyzed in terms of trophic structure: 6 (12.77 %) species are phyllophages, 18 (38.30 %) species – xylophages, 22 (46.80 %) species – lignotrophs and only 1 species (2.13 %) – carpotrophs.

Founded microfungi are in consort relationships with 20 host-plants species from 17 genera of 11 families. Most of the fungi diversity registered on members of Rosaceae (19 species) and Rhamnaceae (9). On members of Elaeagnaceae, Moraceae, Salicaceae and Ulmaceae inhabit four species each. On members of Caprifoliaceae, Pinaceae, Simaroubaceae, Solanaceae and Tamaricaceae families registered one species each. The ratio of host-plants to microfungi is 1: 2.3 generally. This ratio varies from 1: 1 to 1: 9.

Thirty-five species of registered microfungi have colored (mostly dark-colored) spores. Such as species of *Acremoniula*, *Acrodictys*, *Camarosporium*, *Oncopodium*, *Platystomum*, *Rosellinia*, *Strickeria* genera etc. For example; *Acremoniula elsadii*, *Acrodictys elliptica*, *Camarosporium nigricans*, *Oncopodium elaeagni*, *Platystomum psilogrammum*, *Pleospora breviasca*, *Rosellinia brunnea*, *R. nigerrima*, *R. obliquata*, *Strickeria insecure* and *S. kansensis*. They are mainly in the southern and south-eastern slopes occur. On the northern and north-western slopes, as well as shaded and humid habitats occur mainly microfungi with colourless spores. These are species of the genera *Heliscus*, *Hyaloscypha*, *Neorhamphoria*, *Schizoxylon*, *Septogloeum*, *Stagonospora*, *Stictis* etc. For instance; *Heliscus atilae*, *Hyaloscypha hyalina*, *Neorhamphoria garethjonesii*, *Schizoxylon berkeleyanum*, *Septogloeum salicinum*, *Stagonospora ligniseda*, *S. salicicola*, *Stictis glaucoma* etc.

References

- Cannon P. F., Kirk P. F. (2007). Fungal Families of the World. Wallingford, UK: CAB International.
- Davis P. H. (1965). Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Vol. 1. Edinburgh, UK: Edinburgh University Press.
- Hüseyin E., Selçuk F., Ekici K. (2016). New microfungi records from the Anatolian Peninsula. Biology, Systematics and Ecology of Fungi and Lichen in Natural and Agricultural Ecosystems. Proceedings of the II International Scientific Conference. Minsk – Kamenyuki, Belarus, 20–23 September 2016. P. 253–257.
- Index Fungorum (2018). Fungal biodiversity website, <http://www.indexfungorum.org/>, accessed 10 01 2018.
- Kirk P. F., Cannon P. F., Minter D. W., Stalpers J. A. (2008). Dictionary of the Fungi. 10th ed. Wallingford, UK: CAB International.

Указатель авторов

- Аль-Маали Г. А. 22
Андросова В. И. 170, 194, 217
Анискина А. А. 168
Арефьев С. П. 13
Астапенко С. А. 104
Асылбек А. М. 158
Баранчиков Ю. Н. 15, 144
Берлина Н. Г. 18
Бисько Н. А. 22
Благовещенская Е. Ю. 25
Бондарева Е. В. 101
Бондаренко А. С. 62
Бондаренко-Борисова И. В. 29
Бордок И. В. 111, 140
Боталов В. С. 225
Булгаков Т. С. 29, 150
Василяускас А. П. 32
Ветчинникова Л. В. 170
Веялкина Н. Н. 199
Вибе Е. П. 204
Винер И. А. 34
Виноградова Ю. А. 80
Водолазский А. Н. 117
Волкова Н. В. 111
Волченкова Г. А. 37, 243
Воронин В. И. 115
Воронина Е. Ю. 40
Воронко О. В. 56
Вуйтович С. М. 134
Габрид Н. В. 117
Гагкаева Т. Ю. 47
Ганнибал Ф. Б. 47
Гарибова Л. В. 44
Гасич Е. Л. 47
Гемонов А. В. 215
Головченко Л. А. 53
Голубев Д. В. 104
Гомжина М. М. 47
Гончаров С. В. 196
Гродницкая И. Д. 50
Давыдов Е. А. 71
Джавахян Б. Р. 44
Денева С. В. 80
Дишук Н. Г. 53
Дубовик Л. Н. 196
Дубровский Ю. А. 178
Дьяков М. Ю. 56
Жуков Е. А. 62
Евдокимов И. В. 94
Ежов О. Н. 58
Ермекова Б. Д. 158
Ершов Р. В. 58
Заводовский П. Г. 65
Звягинцев В. Б. 15, 37, 243
Змитрович И. В. 58
Иванова И. О. 66
Игнатенко Р. В. 67
Ильин Д. Ю. 44
Ильина Г. В. 44
Инсаров Г. Э. 71
Исаева Л. Г. 18
Кадочникова В. И. 153
Кадукова Е. М. 196
Казарцев И. А. 47
Капица Е. А. 235
Кикеева А. В. 73, 161, 163
Кириллов Д. В. 76
Ковалева В. А. 80
Коваленко С. А. 83, 245
Козлов А. Е. 199
Колганихина Г. Б. 86
Кондакова О. Э. 50
Копина М. Б. 191
Корнейкова М. В. 89
Королев А. Н. 65
Кошеляева Я. В. 108
Кравчук Е. А. 153
Краснопольская Л. М. 44
Костина Н. В. 94
Курбатов А. А. 97
Кузнецова Е. Г. 207
Курагина Н. С. 93
Кураков А. В. 34, 94
Кызметова Л. А. 158
Лаптева Е. М. 80
Ларина Г. Е. 101, 248
Лебедев А. В. 215
Левковская М. В. 99
Литвинова Е. А. 134
Литовка Ю. А. 104, 134
Лиукконен М. И. 65
Ломберг М. Л. 22
Лубянова В. М. 245
Максимович С. В. 94
Маркарян Г. Г. 107
Мастаков В. А. 65
Маховик И. В. 111
Мешкова В. Л. 108
Митропольская Н. Ю. 22
Михайлова О. Б. 22

Моисеева Т. Р. 111
Морозова Т. И. 115
Мосолова С. Н. 117
Музыка С. М. 119, 122
Мучник Е. Э. 125
Назарова О. М. 245
Нанагюлян С. Г. 107, 128
Осипян Л. Л. 131
Охлопкова Н. П. 83, 245
Панюков А. Н. 80, 207
Павлов И. Н. 104, 134
Паламарчук М. А. 76, 137
Пасмурцева В. В. 111, 140
Пауков А. Г. 142
Пашенова Н. В. 144
Переведенцева Л. Г. 225
Перминова Е. М. 80
Перцовая А. А. 144
Погосян А. В. 128
Полякова Г. Г. 168,
Полякова Н. Н. 248
Потапов К. О. 241
Предтеченская О. О. 148
Просяникова И. Б. 150, 153
Пчелкин А. В. 157
Рахимова Е. В. 158
Репецкая А. И. 153
Ромашкин И. В. 235
Руоколайнен А. В. 235
Савельев Л. А. 161, 163
Савицкий А. В. 243
Сарнацкий В. В. 99
Сафонов М. А. 165
Сенашова В. А. 50, 168
Серая Л. Г. 15, 101, 248
Серебрякова О. С. 170
Середич М. О. 173, 243
Сидорова И. И. 175
Сизоненко Т. А. 178
Смурага В. С. 243
Согоян Е. Ю. 107, 131
Сонина А. В. 97, 181, 184
Стороженко В. Г. 187
Сурина Т. А. 191
Суроева Л. Е. 194

Сушко С. Н. 196, 199
Тарасова В. Н. 67, 201
Тангамян Н. З. 128
Телегина О. С. 204
Тептина А. Ю. 142
Толпышева Т. Ю. 231
Трухоновец В. В. 196, 199
Фабушева К. М. 199
Хабибуллина Ф. М. 207
Хачева С. И. 208
Химич Ю. Р. 211
Холопов Ю. В. 80
Хромогин П. В. 104
Цалкова Ю. А. 199
Цунская А. А. 184
Чеботарев П. А. 212
Чеботарева В. В. 212
Чернявин П. В. 215
Чирва О. В. 217
Чистяков С. А. 215
Чураков Б. П. 219
Чураков Р. А. 219
Шахазизян И. В. 128
Ширяев А. Г. 223
Ширяева А. С. 142
Шишигин А. С. 225
Шишкина Анна А. 228
Шишкина Анастасия А. 228
Шишконакова Е. А. 231
Шорохова Е. В. 235
Шубин В. И. 238
Щуров В. И. 62
Элоян И. М. 128
Юпина Г. А. 241
Ярмолович В. А. 173
Ярук А. В. 15, 243
Akgül Hasan 254, 255, 258
Goychuk A. F. 251
Ekici Kadriye 258
Hüseyin Elşad 254, 255, 258
Drozda V. F. 251
Korkmaz İmran Ali 254, 255
Selçuk Faruk 254, 255, 258
Shvets M. V. 251
Ulukapi Merve 255

Научное издание

ПРОБЛЕМЫ ЛЕСНОЙ ФИТОПАТОЛОГИИ И МИКОЛОГИИ

Материалы X международной конференции,
посвященной 80-летию со дня рождения
д.б.н. Виталия Ивановича Крутова
Петрозаводск, 15–19 октября 2018 года

*Печатается по решению Ученых советов
Института лесоведения РАН
и Института леса КарНЦ РАН*

Издано в авторской редакции

Фото на обложке
Л. Г. Исаевой, А. В. Руоколайнен, Л. А. Савельева

Подписано в печать 04.09.2018.
Формат 60×84 ¹/₈. Гарнитура Times.
Уч.-изд. л. 28,27. Усл. печ. л. 30,69.
Тираж 150 экз. Заказ № 503

Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр Российской академии наук»
Редакционно-издательский отдел
185003, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50

